Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Lilioideen

von

Dr. **Heinrich Fuchsig.**

Aus dem Institut für systematische Botanik an der k. k. Universität in Graz.

(Mit 3 Tafeln und 3 Textfiguren.)

Mit einer Vorbemerkung von **K. Fritsch.**

(**Vorgelegt in der Sitzung am 16. Juni 1911.**)

Vorbemerkung.

Im 119. Bande dieser Sitzungsberichte[1] erschien die Abhandlung von J. Menz: »Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Gattung *Allium* nebst einigen Bemerkungen über die anatomischen Beziehungen zwischen *Allioideae* und *Amaryllidoideae*«. In der Vorbemerkung zu dieser Abhandlung teilte ich mit, daß ich beabsichtige, einige meiner Schüler zu anatomischen Spezialuntersuchungen der einzelnen Liliiflorengruppen anzuregen, um dann die Resultate dieser Untersuchungen zum Aufbau eines natürlichen Systems dieser mannigfaltigen Abteilung der Monokotylen verwerten zu können.

Als zweite der einschlägigen Arbeiten erscheint nun die vorliegende Abhandlung von H. Fuchsig, welche die Gruppe der Lilioideen zum Gegenstande hat. Zwei weitere Abhandlungen, eine über die Asphodeleen und Hemerocallideen, die zweite über die Asparagoideen, Luzuriagoideen und Smilacoideen,

[1] Diese Sitzungsberichte, Bd. 119, Abt. I, p. 475 bis 533.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

sind bereits abgeschlossen und werden bald veröffentlicht werden.

Graz, am 29. Mai 1911. **K. Fritsch.**

Die Untersuchungen verfolgten den Zweck, einerseits überhaupt einmal die Lilioideen für sich möglichst vollständig anatomisch zu untersuchen — bisher wurden immer nur einige Arten im Rahmen größerer Arbeiten untersucht —, andrerseits festzustellen, ob sich nicht aus der vergleichenden Anatomie Anhaltspunkte für die Systematik ergeben.

A. Engler, nach dessen Anordnung und Nomenklatur der Gattungen ich mich bei meiner Arbeit gehalten habe, teilt in den »Natürlichen Pflanzenfamilien«[1] die Lilioideen in zwei Gruppen, in die *Lilioideae-Tulipeae* und in die *Lilioideae-Scilleae*. R. Schulze[2] hat eine Abgrenzung der beiden Gruppen der *Tulipeae* und *Scilleae* in anatomischer Hinsicht als unmöglich bezeichnet.

Meine Untersuchungen haben nun ergeben, daß die von Engler nach morphologischen Gesichtspunkten getroffene Einteilung der *Lilioideae* in *Tulipeae* und *Scilleae* auch in anatomischer Hinsicht berechtigt ist.

Folgende Tabelle gibt eine Übersicht einerseits über die zu den Lilioideen gehörigen Gattungen nach der Anordnung Engler's, andrerseits über die untersuchten Arten[3] derselben.

---

[1] A. Engler und K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, II. Teil. Leipzig, 1889.

[2] R. Schulze, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Liliaceen, Haemodoraceen, Hypoxidoideen und Velloziaceen. Bot. Jahrb., Bd. XVII, 1893.

[3] Hinsichtlich der Nomenklatur der Arten hielt ich mich bei den mitteleuropäischen Arten an die »Exkursionsflora für Österreich« (2. Auflage) von Dr. K. Fritsch, Wien, 1909, bei den übrigen an den »Index Kewensis«.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Gattung	Untersuchte Arten	Gattung	Untersuchte Arten
I. Lilioideae-Tulipeae.			
1. *Lilium* (nach Engler etwa 45 Arten)	*bulbiferum* L. *candidum* L. *carniolicum* Bernh. *longiflorum* Thunb. *martagon* L. *tigrinum* Ker-Gawl.	*Tulipa*	*Kaufmanniana* Regel. *silvestris* L.
2. *Fritillaria* (etwa 40 Arten)	*imperialis* L. *meleagris* L. *tenella* M. B.	4. *Erythronium* (7 Arten)	*americanum* Ker-Gawl. *dens canis* L.
3. *Tulipa* (etwa 50 Arten)	*australis* Link. *Gesneriana* L.	5. *Lloydia* (5 Arten)	*serotina* (L.) Rchb.
		6. *Calochortus* (32 Arten)	*amabilis* Purdy *Maweanus* Leichtl. *splendens* Dougl.
II. Lilioideae-Scilleae.			
1. *Albuca* (30 Arten)	*fastigiata* Dryand. *longifolia* Fisch.	*Scilla*	*autumnalis* L. *bifolia* L. *hispanica* Mill. *pratensis* Waldst. *sibirica* Andr.
2. *Urginea* (24 Arten)	*maritima* Baker.		
3. *Gallonia* (2 Arten)	*candicans* Decne.	9. *Camassia* (3 Arten)	*esculenta* Lindl. *Leichtlini* S. Wats.
4. *Drimia* (15 Arten)	*concolor* Baker.	10. *Eucomis* (5 Arten)	*punctata* L. Hér.
5. *Rhadamanthus* (1 Art)	—	11. *Ornithogalum* (etwa 70 Arten)	*chloranthum* Baker. *cuspidatum* Bertol. *Ecklonii* Fisch. *nutans* L. *pyrenaicum* L. *scilloides* Jacq. *umbellatum* L.
6. *Dipcadi* (15 Arten)	*serotinum* Medic.		
7. *Lilanthus* (1 Art)	—		
8. *Scilla* (80 Arten)	*amoena* L.	12. *Drimiopsis* 5 Arten)	—

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Gattung	Untersuchte Arten	Gattung	Untersuchte Arten
13. *Chionodoxa* (4 Arten)	*Luciliae* Boiss. *nana* Boiss.	18. *Vellheimia* (3 Arten)	*glauca* Jacq.
14. *Puschkinia* (2 Arten)	*scilloides* Adams.	19. *Lachenalia* (30 Arten)	*tricolor* Jacq.
15. *Hyacinthus* (etwa 30 Arten)	*amethystinus* L. *orientalis* L.	20. *Polyxena* (7 Arten)	—
16. *Muscari* (etwa 40 Arten)	*botryoides* (L.) Lam. et DC. *comosum* (L.) Mill. *racemosum* (L.) Lam et DC.	21. *Whiteheadia* (1 Art)	—
		22. *Massonia* (20 Arten)	—
17. *Rhodocodon* (1 Art)	—	23. *Daubenya* (3 Arten)	—

I. Anatomie des Laubblattes.

Gemäß der Hauptfunktion des Blattes als Assimilationsorgan steht sowohl der anatomische Bau als auch die Gestalt der Blätter in inniger Beziehung zur Ausbildung des Assimilationsgewebes; und so ist auch je nach der Gestalt des Blattes die Ausbildung und Lage dieses Gewebes verschieden. Bei den Lilioideen kommen zwei Blattgestalten vor:

I. Die Blätter sind flach; auf beiden Blattseiten treten chlorophyllführende Zellen auf; das zwischen diesen Assimilationszellen der beiden Blattseiten gelegene innere Gewebe ist entweder

A. chlorophyllfrei oder

B. chlorophyllführend; bei beiden tritt wieder hinsichtlich der Ausbildung des Assimilationssystems 1. dorsiventraler oder 2. isolateraler Bau des Blattes auf.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

II. Die Blätter besitzen den Bau eines zylindrischen, nach allen Seiten gleichmäßig in Anspruch genommenen Organes; ihr Querschnitt ist dann rundlich (die Rundblätter von *Muscari racemosum*), elliptisch (*Ornithogalum pyrenaicum*) oder dreieckig (die grundständigen Blätter von *Lloydia serotina*). Das Assimilationsgewebe ist allseitig ungefähr gleichartig ausgebildet.

In den flachen dorsiventralen Blättern ist das Assimilationssystem hauptsächlich an der dem Lichte zugewendeten Seite entwickelt; dies kann nun die morphologische Oberseite des Blattes sein oder die morphologische Blattunterseite; letzteres ist besonders dann der Fall, wenn die Blätter anfangs zylindrisch sind wie bei *Muscari racemosum* und erst später entweder ganz oder nur teilweise flach werden, so daß dann die Außenseite des anfänglich zylindrischen Blattes, an der das Assimilationsgewebe ausgebildet ist, zum größten Teile zur Unterseite des flachen Blattes wird. Dies geschieht in der Weise, daß sich an einer meist in der Nähe des Blattgrundes gelegenen Stelle des zylindrischen Blattes eine scharfe Einbuchtung bildet (Fig. 1 *a*), welche immer tiefer wird (Fig. 1 *b*); anfangs bleiben die beiden Epidermen, die die Einbuchtung begrenzen, eng nebeneinander liegen, so daß das Blatt noch zylindrisch zu sein scheint (Fig. 1 *a* bis *c*); erst im mittleren Teil des Blattes öffnet es sich mehr und wird flach; nicht selten schreitet das Öffnen nicht bis zur Spitze des Blattes fort, so daß diese wieder zylindrisch ist. Neben diesen Blättern kommen auch vollständig geöffnete flache Blätter vor.

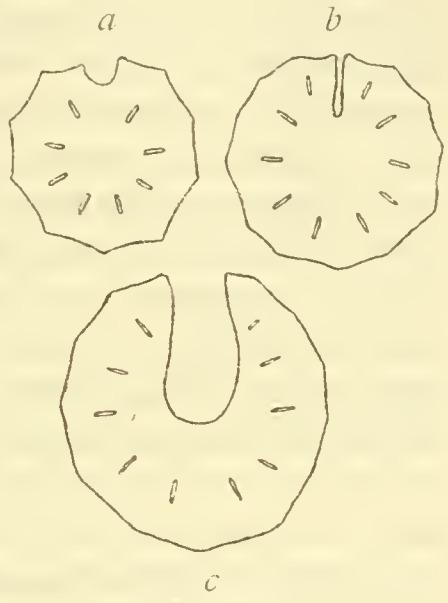


Fig. 1.

In den flachen isolateralen Blättern führen die auf der dem Lichte zugewendeten Seite gelegenen Assimilationszellen mehr Chlorophyll als die der dem Lichte abgekehrten Seite.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

In den flachen Blättern sind

A. die auf beiden Blattseiten auftretenden Reihen von chlorophyllführenden Zellen durch ein chlorophyllfreies, parenchymatisches, inneres Gewebe getrennt; nur an den Blatträndern, manchmal auch durch längs der Gefäßbündel verlaufende, chlorophyllführende Zellschichten, stehen die beiden Assimilationsgewebe in Verbindung.

1. Dorsiventrale Ausbildung des Blattes: Als vollkommenste Ausbildung des Assimilationsgewebes treten bei den Lilioideen

a) auf der morphologischen Blattoberseite, anschließend an die Epidermis, palisadenförmige, ziemlich dicht angeordnete, reichlich chlorophyllführende Zellen auf, die eigentlichen Assimilationszellen; die folgenden mehr rundlichen und locker angeordneten Zellen führen weniger Chlorophyll und fungieren als Sammel- und Ableitungszellen; manchmal legen sie sich an die Gefäßbündel an und stellen, wenn sie dasselbe umgeben, eine Verbindung zwischen den Assimilationsgeweben der Blattober- und -unterseite her (*Scilla sibirica*, Taf. I, Fig. 1) und bilden so einen Übergang zu dem Typus mit chlorophyllführendem Innengewebe. Auf der Blattunterseite sind die an die Epidermis anschließenden Zellen seltener etwas senkrecht zur Blattoberfläche gestreckt, meist von mehr rundlicher Gestalt, führen jedoch weniger Chlorophyll als die an der Oberseite; die folgenden zwei bis drei Zellreihen sind meist isodiametrisch und führen noch weniger Chlorophyll. Diese für die Lilioideen vollkommenste Ausbildung des Assimilationssystems, die etwa dem von Haberlandt[1] aufgestellten Glumaceen-Typus entspricht, findet sich bei *Urginea maritima*, *Albuca fastigiata* und *longifolia*, *Scilla sibirica* (Taf. I, Fig. 1), *bifolia*, *amoena*, *autumnalis*, *pratensis*; *Ornithogalum chloranthum*, *cuspidatum*, *nutans*, *scilloides*, *umbellatum*; *Eucomis punctata*, *Drimia concolor* und *Veltheimia glauca*.

b) Dieselbe vollkommene Ausbildung des Assimilationssystems findet sich, jedoch in umgekehrter Anordnung, indem

[1] Dr. G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig, 1904.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

nämlich die palisadenförmigen Zellen auf der morphologischen Blattunterseite, auf der Oberseite mehr rundliche chlorophyllführende Zellen auftreten, bei: *Galtonia candicans*, *Dipcadi serotinum*, *Ornithogalum Ecklonii*, *Puschkinia scilloides*, *Muscari botryoides*, *comosum* und *racemosum*; bei letzter Gattung findet sich auch eine Verbindung der beiden Assimilationsgewebe der Blattober- und -unterseite durch chlorophyllführende, die Gefäßbündel begleitende Zellen: es bildet diese Gattung so einen Übergang zu *B*.

2. Die Assimilationzellen sind nicht palisadenförmig ausgebildet; der Blattbau ist isolateral; es treten auf beiden Blattseiten ein oder mehrere Reihen rundlicher Zellen auf, deren Chlorophyllgehalt bald auf der morphologischen Blattoberseite etwas stärker ist (*Hyacinthus amethystinus* [Taf. I, Fig. 2]. *Camassia esculenta* und *Leichtlini*; *Scilla hispanica*; *Chionodoxa nana* und *Luciliae*; *Calochortus splendens*), bald auf der morphologischen Blattunterseite (*Hyacinthus orientalis*, *Lachenalia tricolor*). Das innere Gewebe wird bei *Hyacinthus amethystinus* und *orientalis* durch die Gefäßbündel begleitende, chlorophyllführende Zellen unterbrochen und bildet so wie früher *Scilla sibirica* und *Muscari* den Übergang zu dem folgenden Typus.

B. Das gesamte zwischen den Epidermen der Blattober- und -unterseite gelegene innere Gewebe ist chlorophyllführend. 1. Dorsiventrale Ausbildung des Blattes. Die eine Blattseite, meist die morphologische Oberseite, besitzt palisadenähnliche Assimilationszellen; an diese schließen sich rundliche bis quergestreckte, chlorophyllführende Zellreihen an, welche das ganze Blatt durchziehen (*Lilium martagon*, *bulbiferum*, *tigrinum*, *candidum*, *longiflorum* und *carniolicum*).

2. Isolaterale Ausbildung. Die Zellen zwischen der oberen und unteren Epidermis führen alle (sofern sie dem Assimilationssystem angehören) Chlorophyll und sind parallel zur Blattoberfläche gestreckt; gegen innen nehmen sie an Chlorophyll ab; diese Ausbildungsform entspricht dem von Haberlandt[1] aufgestellten ersten System des Assimilations-

[1] Dr. G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig, 1904.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gewebes, wo das Assimilationsgewebe zugleich als Ableitungsgewebe dient: *Erythronium dens canis* (Taf. I, Fig. 3), *americanum; Fritillaria imperialis, meleagris* und *tenella; Tulipa Gesneriana, australis, Kaufmanniana* und *silvestris; Calochortus amabilis* und *Maweanus.*

II. Blätter, deren Bau dem eines allseits gleichmäßig in Anspruch genommenen Organes entspricht. Bei *Muscari racemosum* kommen, wie früher erwähnt, flache und zylindrische Blätter vor; letztere besitzen einen stammähnlichen Bau (Gefäßbündel ungefähr kreisförmig angeordnet, Hadrom innen, Leptom außen); das Assimilationsgewebe ist allseits ziemlich gleichmäßig ausgebildet und besteht größtenteils aus isodiametrischen Zellen.

Bei *Ornithogalum pyrenaicum* treten nur Blätter mit stammähnlichem Bau auf, obwohl sie äußerlich von flachen Blättern kaum zu unterscheiden sind; ihr Querschnitt ist daher auch nicht rundlich, sondern mehr flachelliptisch. Das Assimilationsgewebe ist auf beiden Seiten oder vielmehr allseitig ungefähr gleichartig ausgebildet: Die erste Zellreihe palisadenähnlich, die zwei bis drei folgenden mehr oder weniger isodiametrisch und führen auch Chlorophyll, während die innersten Zellschichten chlorophyllfrei sind und vielfach kollabieren und zerreißen (Taf. II, Fig. 1).

Lloydia serotina hat außer den kleinen, flachen, am Stengel stehenden Blättern noch grundständige mit dreieckigem Querschnitt; die Assimilationszellen sind bei letzteren allseits gleichartig ausgebildet, die erste Zellreihe palisadenähnlich, die folgenden mehr isodiametrisch. Zwei bis vier Zellreihen unter der Epidermis führen Chlorophyll, die übrigen sind chlorophyllfrei.

Der Bau der Assimilationszellen und ihre Lagerung zueinander ist in allen Blättern ziemlich gleich; sie sind teils palisadenähnlich, teils isodiametrisch, ihre Wände fast nie verdickt. Die an die Epidermis angrenzenden, assimilierenden Zellen schließen meist eng an diese an; nur unterhalb der Spaltöffnungen bilden sie bald größere, bald kleinere Atemhöhlen; die weiter gegen das Blattinnere liegenden Assimilationszellen lassen zwischen einander oft ziemlich bedeutende

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Intercellularräume. Nicht selten sind bei den Scilleen zwischen den Assimilationszellen Raphidenzellen eingeschaltet.

Der Zellinhalt der chlorophyllführenden Zellen ist besonders bei den Scilleen schleimig und enthält öfters verschiedene Substanzen, teils gelöst, wie Anthocyan z. B. bei *Erythronium dens canis*, teils ungelöst; als solche treten hell- bis dunkelgrüne Inhaltskörper, deren chemische Beschaffenheit ich nicht feststellen konnte, nicht selten auch braune, wahrscheinlich gerbstoffartige oder gelbe, harz- oder ölartige Substanzen auf.

Die Epidermiszellen des Blattes sind bei den dorsiventralen Blättern auf beiden Seiten meist verschieden gebaut. Bei den meisten Arten sind sie auf der physiologischen Blattoberseite nur wenig oder mäßig an der Außenwand und fast gar nicht an der Innenwand verdickt. Ihre Breite ist meist größer als ihre Höhe.

Auf der Blattunterseite ist die Epidermisaußenwand meist stärker verdickt; oft ist auch die Innenwand verdickt. In der Regel sind diese Zellen etwas höher und schmäler als die der oberen Epidermis. Die Fig. 4*a* und 4*b* auf Taf. I zeigen deutlich diesen Unterschied. An den isolateralen Blättern ist die Epidermis beiderseits ungefähr gleich gestaltet.

Die Epidermiszellen einer Blattseite sind meist gleich gebaut und ziemlich gleich groß, gegen den Blattrand zu kleiner werdend. Ist das Blatt gerillt, dann treten bei mehreren Scilleen häufig an den vorspringenden Kanten Epidermiszellen auf, die über dem Niveau der Nachbarzellen liegen; ihre Außenwand ist meist stärker verdickt als die der übrigen Epidermiszellen. Manchmal tritt in diesen »Kantenzellen« unter der Cuticula eine kappenförmige Cutinisierung auf (Taf. I, Fig. 5); solche Kantenzellen finden sich bei vielen Scilleen (*Scilla amoena, bifolia, sibirica; Muscari racemosum, Chionodoxa nana, Ornithogalum pyrenaicum, Puschkinia scilloides*), während sie bei den Tulipeen nirgends auftreten.

Die Zelluloseschichten der Epidermisaußenwand sind oft mächtig ausgebildet; Cuticularschichten fehlen fast überall; nur bei *Eucomis* und *Albuca* treten sehr schwache Cuticularschichten auf, die über den Radialwänden zäpfchenartig ein-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

springen. Über diesen Cuticularschichten verläuft die Cuticula, beziehungsweise dort, wo diese fehlen, über den Zelluloseschichten, die mannigfache Erhebungen und Leistchen bilden können. Diese Erhebungen sind meist unregelmäßige (*Eucomis, Scilla*); bei einigen Arten findet sich in der Mitte der Epidermisaußenwand jeder Zelle eine buckelartige Erhebung (*Camassia esculenta, Ornithogalum pyrenaicum* [Taf. II, Fig. 1]). Die Epidermisaußenwand ist bei den Scilleen nur sehr wenig nach außen vorgewölbt; stärkere Auswölbungen kommen bei den Tulipeen besonders bei *Lilium*-Arten vor.

Die Radialwände sind überall unverdickt; bei den meisten untersuchten Arten sind sie eben; es zeigen dann die Epidermiszellen in der Oberflächenansicht meist eine schmallängliche, rechteckige Gestalt; bei *Calochortus Maweanus* (Blattunterseite) und *amabilis* sind sie verhältnismäßig breit; nur selten findet ein festeres Ineinandergreifen der Zellen durch Wellung der Radialwände statt, so bei *Lilium martagon, bulbiferum* und *tigrinum, Erythronium dens canis*; bei *Calochortus Maweanus* besitzen die Epidermiszellen der Blattunterseite, die nur vereinzelt Spaltöffnungen aufweist (in der Oberflächenansicht), die gewöhnliche längliche Gestalt, während die Epidermiszellen der Blattoberseite, die zahlreiche Spaltöffnungen aufweist, kurz sind und mannigfach ineinander eingreifen.

Die Innenwände der Epidermiszellen sind bald eben, bald etwas konvex eingebogen, manchmal collenchymatisch verdickt. Als Schutzmittel gegen zu starke Transpiration treten bei mehreren Arten (*Tulipa Gesneriana* und *silvestris, Fritillaria meleagris, Hyacinthus amethystinus* und *Camassia Leichtlini*) körnige Wachsüberzüge, besonders an den jüngeren Blättern, auf.

Nur bei wenigen Arten finden sich im Blatte mechanische Zellen; wenn solche vorkommen, so treten sie als Schutzhauben an den Gefäßbündeln auf; durch verholzte, bastähnliche Zellen wird das Hadrom und Leptom bei *Camassia* geschützt; ober dem stets der Blattoberseite zugewendeten Hadrom und unterhalb des Leptoms liegt eine Gruppe sichelförmig angeordneter Bastzellen. *Calochortus amabilis* besitzt an den größeren Gefäßbündeln nur oberhalb des Hadroms eine Gruppe

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

größtenteils verholzter Bastzellen; *Calochortus Maweanus* besitzt an den größeren, mehr in der Mitte des Blattes gelegenen Gefäßbündeln oberhalb des Hadroms eine starke Bastschiene. Die kleineren, zwischen den großen, der unteren Epidermis genähert liegenden Gefäßbündel besitzen keine Schutzhauben; auffallend ist, daß das zu äußerst im Blattrande liegende Gefäßbündel die Schutzschiene an der Leptomseite besitzt, während über dem Hadrom keine mechanischen Zellen auftreten; das auf dieses gegen das Blattzentrum folgende Gefäßbündel besitzt manchmal beiderseits, über dem Hadrom und unter dem Leptom, mechanische Schutzzellen, während die übrigen Gefäßbündel immer nur über dem Hadrom nie unter dem Leptom eine Bastschiene aufweisen.

Wenn an dem Gefäßbündel über dem Hadrom eine mechanische Schutzhaube auftritt, dann ist stets zwischen den mechanischen Zellen und den Hadromelementen eine Reihe parenchymatischer Zellen mit nur wenig oder fast gar nicht verdickten Wänden vorhanden. Nie schließen die mechanischen Zellen direkt an die Hadromelemente an. Durch einige collenchymatische Zellen sind die Gefäßbündel von *Dipcadi serotinum*, *Eucomis punctata*, manchmal auch bei *Albuca fastigiata*, *Ornithogalum Ecklonii* und *pyrenaicum* geschützt.

Schulze hat festgestellt, daß bei *Calochortus pulchellus*, *venustus* und *Hartwegii* Bth. Plattencollenchym vorkommt und die Gefäßbündel von Schutzschienen begleitet sind. Bei den übrigen untersuchten Gattungen der Lilioideen treten im Blatte keine mechanischen Zellen auf.

Zu erwähnen wäre hier noch die mechanische Schutzeinrichtung des Blattrandes; dieser endigt vielfach in einer scharfen Schneide; in dieser berühren sich die Epidermiszellen der beiden Blattseiten; die Wände derselben sind an dieser Stelle besonders stark verdickt (Taf. I, Fig. 6).

Die Gefäßbündel setzen sich aus Hadrom und Leptom zusammen. Das Hadrom besteht aus Gefäßen, Tracheiden und parenchymatischen Begleitzellen. Die wasserleitenden Elemente zeigen immer Verdickungsleisten, welche die Aussteifung besorgen; am häufigsten treten Spiral-, seltener Ringgefäße auf; auch netzfaserförmig verdickte Gefäße kommen vor.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Schulze hat bei *Calochortus pulchellus*, *venustus* und *Hartwegii* Bth. ein häufigeres Auftreten von Treppentracheiden beobachtet; bei den von mir untersuchten *Calochortus*-Arten herrschen die Gefäße und Tracheiden mit ringförmigen Verdickungsleisten vor. Nicht selten finden sich auch einfach getüpfelte Gefäße.

Die Gefäße, beziehungsweise Tracheiden können im Gefäßbündel in zweierlei Weise angeordnet sein: 1. die Gefäße eines Bündels sind (im Querschnitt) in ein oder zwei nebeneinander liegenden Reihen übereinander bald regelmäßiger, bald weniger regelmäßig in der Längsrichtung, d. i. senkrecht zur Blattoberfläche angeordnet und dann reichen die Bündel oft von der Nähe der Blattoberseite durch das ganze Blatt bis in die Nähe der Blattunterseite, z. B. bei *Calochortus*, *Urginea*, *Scilla*, *Albuca*, *Ornithogalum* u. a. oder 2. die Gefäße sind in unregelmäßigen, meist breiteren Gruppen in der Querrichtung, d. i. parallel zur Oberfläche des Blattes nebeneinander angeordnet, z. B. bei *Erythronium*, *Fritillaria* und *Lilium*. Diese Gefäßbündel könnte man als »breite«, jene als »lange« bezeichnen. Zwischen diesen beiden Anordnungsformen der Gefäße kommen zahlreiche Übergänge vor.

Die Zahl und Größe der Gefäße, beziehungsweise Tracheiden in einem Bündel schwankt ziemlich bedeutend. Die Wände sind immer verholzt. Stets sind die engen Spiralgefäße an der Innenseite des Bündels gelegen und die weiteren schließen sich außen an.

Das Leptom weist stets kleine, meist dünnwandige Zellen auf; manchmal treten vereinzelte Zellen mit etwas collenchymatischer Wandverdickung auf. Zwischen den Gefäßbündeln kommen öfters schräge Anastomosen vor, die meist aus einfachen Leitbündeln bestehen; in diesen zeigen die Gefäße manchmal treppenförmige Verdickungsleisten, welche sonst sehr selten vorkommen.

Was die Lage des Hadroms und des Leptoms anbelangt, so hängt diese von der Gestalt des Blattes ab; in den flachen Blättern ist das Hadrom stets der Blattoberseite, das Leptom der Unterseite zugekehrt. In den Blättern mit stamm-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ähnlichem Bau sind die Hadromelemente innen, die Leptomelemente außen gelagert.

In der Anordnung und Zahl der Gefäßbündel zeigen sich folgende Unterschiede:

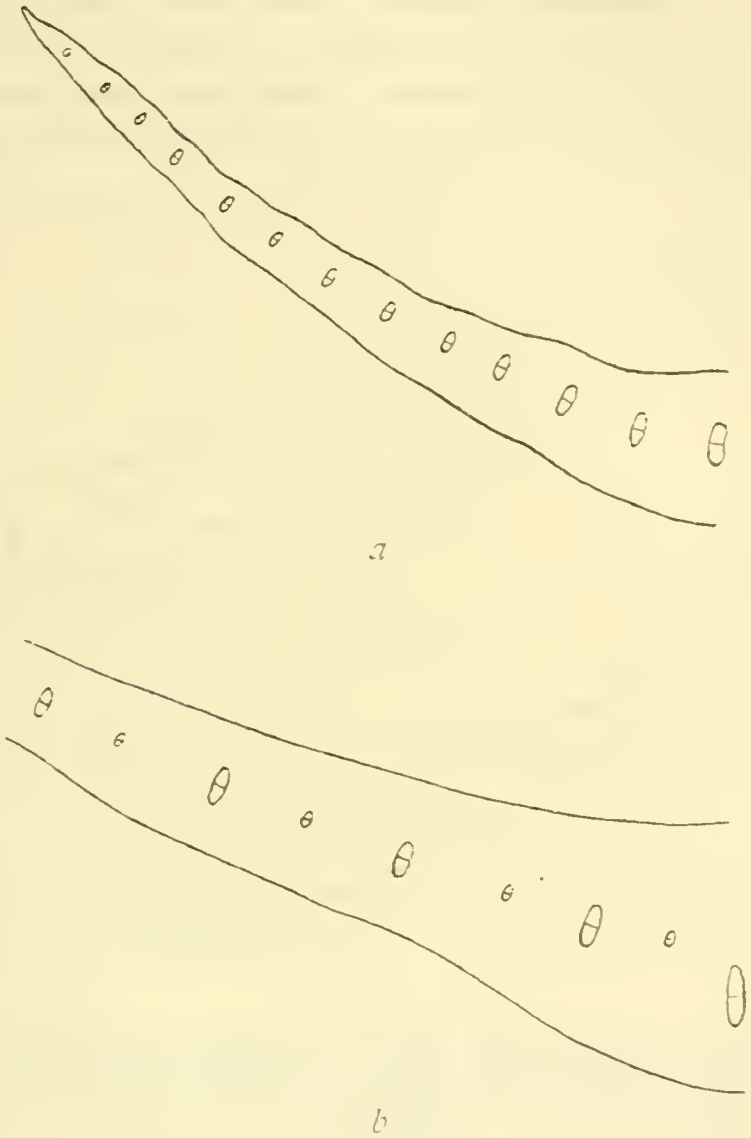


Fig. 2 (Erklärung umstehend).

1. Es ist nur eine Reihe großer Gefäßbündel vorhanden (Fig. 2*a*): *Lilium species, Fritillaria imperialis, Albuca fastigiata; Urginea maritima, Scilla amoena, autumnalis, bifolia, hispanica, pratensis, sibirica; Camassia esculenta* und *Leichtlini; Chionodoxa Luciliae* und *nana; Muscari comosum, racemosum; Drimia concolor, Veltheimia glauca.*

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

2. Es ist eine Reihe großer Gefäßbündel vorhanden und in der Mitte zwischen diesen liegen in der gleichen Höhe kleinere Gefäßbündel (Fig. 2 *b*): *Fritillaria meleagris* und *tenella; Tulipa australis, Gesneriana, Kaufmanniana* und *silvestris; Erythronium dens canis, americanum; Calochortus amabilis, Maweanus; Galtonia candicans, Hyacinthus amethystinus, Lachenalia tricolor, Eucomis punctata.*

3. Es sind zwei Reihen Gefäßbündel vorhanden: Eine Reihe großer und zwischen diesen eine zweite, tiefer liegende

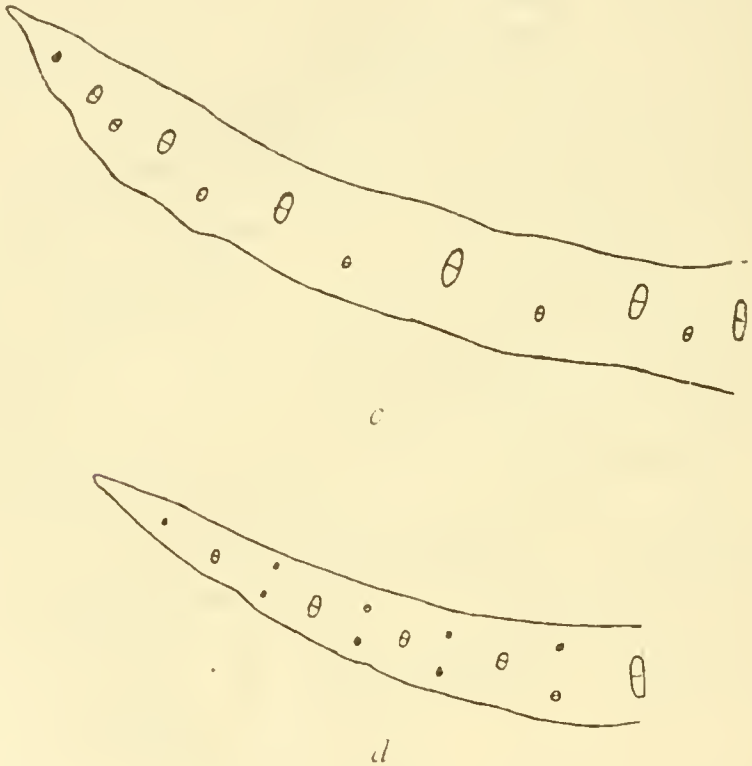


Fig. 2.

Schematische Darstellung der Lage der Gefäßbündel im Blattquerschnitt. *a) Scilla bifolia. b) Eucomis punctata. c) Dipcadi serotinum. d) Calochortus splendens.*

Reihe kleinerer Gefäßbündel; die Reihe der großen Gefäßbündel ist stets in der Mitte zwischen Ober- und Unterseite, die Reihe der kleinen stets tiefer orientiert, also zwischen den großen, der Blattunterseite genähert liegend (Fig. 2 *c*): *Dipcadi serotinum, Ornithogalum Ecklonii, cuspidatum, chloranthum, nutans, scilloides, umbellatum, Puschkinia scilloides, Hyacinthus orientalis, Muscari botryoides.*

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

4. Es treten drei Reihen von Gefäßbündeln auf: Eine Reihe großer Gefäßbündel in der Mitte und zwei Reihen kleiner, die eine der Blattoberseite, die andere der Blattunterseite genähert; meist sind diese beiden einander opponiert (Fig. 2 *d*): *Calochortus splendens; Albuca longifolia.*

Bei *Calochortus amabilis* und *Mawcanus* finden sich Übergänge von der Anordnung 4 zu 2 und von 4 zu 3; häufig sind auch Übergänge von der Anordnung 2 zu 1. Es treten also vielfach die anfangs in der Nähe der Blattoberfläche verlaufenden, jüngeren Gefäßbündel später allmählich in die Mitte des Blattes ein. Aus dem Stengel tritt eine ziemlich große, nicht konstante Anzahl von Gefäßbündeln in das Blatt zunächst dichtgedrängt ein, die dann auseinandertreten; bei der Anordnung 2, 3 und 4 finden sich stärker und schwächer ausgebildete Gefäßbündelstränge.

Durch Zerreißung und Absterben des inneren Gewebes kommt es im Blatte vielfach zur Bildung von Hohlräumen, die eine bedeutende Durchlüftungseinrichtung darstellen. So ist bei *Puschkinia scilloides*, *Chionodoxa nana*, *Scilla amoena* und *sibirica*, *Ornithogalum umbellatum* und *cuspidatum* und bei *Lloydia* fast das ganze parenchymatische innere Gewebe der älteren Blätter zwischen den Gefäßbündeln, um die nur 1 bis 2 Reihen von Zellen erhalten sind, abgestorben und zerrissen, so daß weite Hohlräume entstehen. Auch die übrigen Zellen, besonders die des Assimilationsgewebes, zeigen vielfach eine lockere Anordnung, zwischen einander Intercellularräume lassend.

Die Ausgänge des Durchlüftungssystems, die Spaltöffnungen, sind meist auf beiden Blattseiten, in ihrer Mehrzahl auf der physiologischen Blattunterseite gelegen, welche meist der morphologischen Blattunterseite, seltener der Oberseite entspricht. Einige Durchschnittsangaben in Bruchform, deren Nenner die Zahl der auf der Blattunterseite und deren Zähler die auf der Blattoberseite (im Gesichtsfelde bei einer 440fachen Vergrößerung) gelegenen Spaltöffnungen angibt, bestätigen dies: *Lilium bulbiferum* $\frac{0-1}{2-6}$, *L. martagon* $\frac{0-1}{5-10}$,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

L. longiflorum $\frac{0-1}{4-8}$, *L. tigrinum* $\frac{0-1}{5-9}$, *Erythronium dens canis* $\frac{3-6}{7-12}$, *Scilla bifolia* $\frac{3-7}{4-10}$, *S. sibirica* $\frac{3-7}{6-10}$, *Ornithogalum umbellatum* $\frac{3-5}{3-7}$, *Puschkinia scilloides* $\frac{5-10}{8-14}$, *Hyacinthus amethystinus* $\frac{2-6}{4-8}$, *Muscari botryoides* $\frac{4-6}{5-9}$; bei *Dipcadi serotinum*, wo das Assimilationssystem auf der Blattunterseite stärker entwickelt ist, finden sich auf der morphologischen Oberseite mehr Spaltöffnungen als auf der Unterseite: $\frac{10-15}{5-7}$; ebenso bei *Camassia esculenta* $\frac{5-10}{1-4}$; bei *Calochortus amabilis* treten auf der Unterseite Spaltöffnungen ganz vereinzelt auf: $\frac{1-5}{0-1}$, ebenso bei *Calochortus Maweanus*: $\frac{10-16}{0-1}$, obwohl das Blatt sonst ganz normal gebaut ist.

Die Lage der Spaltöffnungen zeigt folgende Verschiedenheiten: 1. Teils liegen die Spaltöffnungen in gleichem Niveau mit den Epidermiszellen und können da wieder *a)* gleiche Höhe mit diesen haben; dann wird die innere Atemhöhle von den darunterliegenden Assimilationszellen allein gebildet; oder *b)* kleiner sein, so daß die innere Atemhöhle auch noch zwischen die Nebenzellen hineinreicht (Taf. I, Fig. 4 *b*). 2. Teils sind sie etwas eingesenkt und dann niedriger als die Epidermiszellen. Des öfteren treten auf der physiologischen Blattunterseite eingesenkte, auf der Oberseite nicht eingesenkte Spaltöffnungen auf, z. B. bei *Lachenalia tricolor*.

Besonders tief eingesenkt ist die Spaltöffnung von *Ornithogalum pyrenaicum* (Taf. II, Fig. 4), so daß es zur Bildung einer großen äußeren Atemhöhle kommt. Die Schließzellen sind klein, unten an die weit größeren Epidermiszellen angelegt, deren obere Teile der angrenzenden Radialwand eine röhrenartige, äußere Atemhöhle bilden, welche an der Außenöffnung von einem durch Vorsprünge der Epidermisaußenwand gebildeten Ringwulst umgeben ist.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Der Bau des Spaltöffnungsapparates ist bei allen Lilioideen so ziemlich der gleiche; die Spaltöffnungen haben im großen und ganzen die Form des von Schwendener beschriebenen *Amaryllis*-Typus. Die Rückenwand der Schließzellen ist stets zart; auf der Bauchwand ist die Stelle, wo sich die beiden Schließzellen im geschlossenen Zustande berühren, dünnwandig, der übrige Teil verdickt, ebenso die Außenwände und Innenwände mit Ausnahme der Gelenkstellen; außer der Verdickung ist die Bauchwand mit cutinisierten Verdickungsleisten versehen: Es verlaufen nämlich vielfach cutinisierte Schichten längs der Bauchwand und Innenwand der Schließzellen weiter, meist bis zur Ansatzstelle der die Atemhöhle bildenden Zellen. Der Vorhof, der bald schmal und länglich, bald verhältnismäßig breit und groß ist, wird stets durch zwei hörnchenartige, cutinisierte Fortsätze überdacht; der Hinterhof, der meist etwas breiter als der Vorhof ist, besitzt oft nur kleine Hörnchenfortsätze. Die Eisodialöffnung ist meist eng, die Opisthialöffnung breit. Die äußeren Hautgelenke sind gewöhnlich besser ausgebildet als die inneren. Je nach der Verschiedenheit der Verdickung der Schließzellwände hat deren Lumen verschiedene Gestalt. Ist die Außen- und Innenwand der Schließzelle in gleicher Weise verdickt, dann hat das Lumen entweder mehr rundliche (Taf. II, Fig. 6) oder einem liegenden gleichschenkeligen Dreieck ähnliche Gestalt (Taf. II, Fig. 5): ist die Innenwand der Schließzellen stärker verdickt (Taf. II, Fig. 7), dann hat das Lumen eine unregelmäßige, einem ungleichseitigen Dreieck ähnliche Form. Stets ist es aber gegen die Zentralspalte zugespitzt.

Die Nebenzellen sind nur in wenigen Fällen in der Größe von den übrigen Epidermiszellen verschieden; in diesen Fällen sind sie bald höher und schmäler als die übrigen Epidermiszellen (*Muscari botryoides, comosum* u. a), bald breiter und höher und dann oft stark vorgewölbt (*Lilium bulbiferum* u. a.). Sonst haben die Nebenzellen meist die gleiche Höhe mit den übrigen Epidermiszellen, nur sind sie naturgemäß etwas schmäler, da sich die Rückenwand der Schließzellen meist in ihr Lumen etwas einwölbt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Bei einigen Lilioideen beobachtete ich eine eigenartige Verstopfungseinrichtung der Spaltöffnungen; am Blatte von *Albuca fastigiata* und *Muscari racemosum* ist sie am vollkommensten ausgebildet. Im Hinterhof liegt, diesen fast ganz ausfüllend, ein erhärteter Tropfen einer hellgelben, harzähnlichen Substanz von projektilartiger oder stöpselartiger Gestalt, dessen feine Spitze bis an die Zentralspalte reicht; die seitlichen Flächen liegen, wenn die Spaltöffnung geschlossen ist, der den Hinterhof bildenden Wand der Schließzellen vollkommen an; bei geöffneter Spaltöffnung liegt der Pfropfen nicht an, sondern läßt zwischen sich und den Wandungen der Schließzellen schmale Kanäle (Taf. II, Fig. 2 und 3). Diese Einrichtung dürfte eine sehr vorteilhafte Schutzvorrichtung gegen zu starke Transpiration vorstellen. Neben diesen seltener auftretenden Verschlußvorrichtungen finden sich öfters rundliche bis plattenförmige Verstopfungskörperchen (Taf. I, Fig. 7) von gelber und brauner Farbe.

Der Inhalt der meisten Zellen des Blattes ist mehr oder minder schleimhaltig; diese dürften infolge dessen als Wasserspeicher fungieren. Dadurch, daß der schleimhaltige Zellsaft das aufgenommene Wasser nicht so leicht abgibt als der Zellsaft allein,[1] dürften diese Schleime als Schutzmittel gegen zu starke Transpiration in Betracht kommen.[2] Die Scilleen sind stärker schleimhaltig als die Tulipeen.

Von großer Wichtigkeit für die vergleichende Anatomie der Lilioideen ist das Vorhandensein oder Fehlen von Raphiden. Bei fast allen Lilioideen hat der Zellinhalt eine mehr oder minder schleimige Beschaffenheit; besonders schleimhaltig sind aber jene Zellen, welche Raphiden führen: »je nach dem

[1] Vgl. A. Tschirch, Beziehungen des anatomischen Baues zu Klima und Standort, Linnaea, Bd. IX, 1881: »Da schleimige Flüssigkeiten langsamer verdunsten als reines Wasser, ja sogar in konzentrierter Form Wasser anziehen, so sind diese Schleimgewebe als Anpassungserscheinungen an trockene Klimate aufzufassen«.

[2] Vgl. G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig, 1904. p. 428: Viele Sekrete, wie ätherische Öle, Harze, Schleime u. dgl. kommen in biologischer Hinsicht als Schutzmittel gegen zu starke Transpiration ... in Betracht.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Vorwiegen des Schleimes oder der Raphiden kann man von raphidenführenden Schleimzellen oder -schläuchen oder von schleimführenden Raphidenzellen, beziehungsweise -schläuchen sprechen«.[1] Der schleimige Zellinhalt, in dem die Raphiden liegen, ist manchmal etwas braun gefärbt und reagiert sauer. Neben der Raphidenform kommt Kalkoxalat manchmal auch in Form von kleinen Drusen vor. Die Raphiden treten zu einem Bündel dicht zusammen; in einer Zelle sind alle ungefähr gleich lang; auch in verschiedenen Zellen wechselt ihre Länge nicht bedeutend: 0·127 bis 0·213 *mm*.

Nach der Gestalt kann man im Blatte zwei Gruppen von Raphidenbehältern unterscheiden:

1. Die Raphidenzellen sind sehr lang, schlauchförmig (Länge 1·16 bis 1·42 *mm*); diese Raphidenschläuche können wieder von ungleichmäßiger Breite, stellenweise sehr schmal (0·03 *mm*), dann wieder etwas breiter sein, so daß sie leicht mit Intercellularräumen verwechselt werden können (Taf. III, Fig. 1), wie sie Hanstein[2] für *Agapanthus* beschrieben hat; *Urginea, Scilla, Puschkinia, Chionodoxa* und *Hyacinthus amethystinus* wiesen neben anders gestalteten Raphidenbehältern solche unregelmäßig breite Raphidenschläuche allerdings nur in geringer Anzahl auf; oder sie sind ungefähr so breit wie die angrenzenden Zellen (Breite 0·041 bis 0·053 *mm*); solche fand ich bei *Albuca fastigiata* und *longifolia, Galtonia candicans, Ornithogalum chloranthum, cuspidatum, Ecklonii, pyrenaicum* und *umbellatum, Hyacinthus orientalis* und *amethystinus* (Taf. III, Fig. 2).

2. Die Raphidenbehälter sind nicht schlauchförmig, sondern besitzen mehr normale Zellgestalt; sie sind meist etwas in die Länge gezogen und an beiden Enden ein wenig zugespitzt. Während die Breite dieser Raphidenbehälter in ihrer größten Ausdehnung in der Mitte der Zelle an verschiedenen derartig geformten Raphidenzellen so ziemlich

---

[1] Dr. A. de Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig, 1877, p. 142.

[2] Dr. Joh. Hanstein, Die Milchsaftgefäße und die verwandten Organe der Rinde. Berlin, 1864.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gleich bleibt (0·061 *mm*), schwankt ihre Länge ziemlich bedeutend (0·0423 bis 0·178 *mm*); die kürzesten dieser Zellen nähern sich mehr der in der Wurzel und Zwiebel vorherrschenden tonnenförmigen Gestalt (Taf. III, Fig. 3 und 6). Raphidenzellen von dieser zweiten Form finden sich neben anderen Raphidenbehältern bald häufiger, bald seltener in den Blättern aller Scilleen; vorherrschend sind sie bei *Drimia*, *Dipcadi*, *Camassia*, *Eucomis*, *Ornithogalum*, *Muscari*, *Veltheimia* und *Lachenalia*. Zwischen den geschilderten Formen der Raphidenbehälter kommen oft auch in ein und derselben Art zahlreiche Übergänge vor.

Bei *Lilium*, *Fritillaria*, *Tulipa*, *Erythronium*, *Lloydia* und *Calochortus* kommen keine Raphiden vor; auch sind deren Zellen weniger schleimhaltig. Die übrigen untersuchten Gattungen der Lilioideen besitzen Raphiden. Diese beiden Gruppen decken sich mit der Einteilung in *Tulipeae* und *Scilleae*.

II. Anatomie des Stammes.

1. Anatomie des oberirdischen Stammes.

A. Allgemeiner Teil.

Der oberirdische Stamm der Lilioideen trägt bei einzelnen Gattungen (*Lilium*, *Fritillaria*, *Tulipa*, *Calochortus* und *Lloydia*) die Laubblätter, während bei den übrigen die Blätter grundständig sind und der Stamm als Schaft ausgebildet ist. In Zusammenhang mit dieser verschiedenen Ausbildung des oberirdischen Stammes haben sich auch einige Verschiedenheiten im anatomischen Bau desselben ergeben: Der bei vielen Arten in mechanischer Hinsicht weniger in Anspruch genommene Schaft besitzt vielfach gar kein oder nur ein schwach ausgebildetes mechanisches System, z. B. *Erythronium*, *Scilla*, *Puschkinia* u. a. Die Zahl der Spaltöffnungen ist am Schaft eine größere als am beblätterten Stamm.

Im allgemeinen läßt ein Querschnitt durch den oberirdischen Stamm einer Lilioidee leicht eine Differenzierung in

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zwei Teile unterscheiden: Eine an die Epidermis anschließende äußere Lage von Zellreihen, deren Zellen zwischen einander vielfach Intercellularräume lassen und Chlorophyll führen und so die Blätter in ihrer Assimilationstätigkeit unterstützen, und eine innere Schichte von Zellreihen, deren Zellen fast nie Chlorophyll führen und weniger Intercellularräume bilden.

Diese beiden Schichten sind meist durch einige wenige, die Grenze zwischen diesen bildende Zellreihen voneinander getrennt; seltener gehen sie allmählich ineinander über (*Puschkinia scilloides*, *Chionodoxa nana*, *Scilla bifolia*, *sibirica*, *amoena*). Jene Grenzscheide zwischen dem äußeren und inneren Teil des Stammes ist bei einigen Arten aus kleinen, meist dünnwandigen Zellen (*Erythronium americanum*, *dens canis* und *Urginea maritima*), bei den übrigen Arten aus mechanischen Zellen gebildet. Diese sind, wie später bei der Besprechung des mechanischen Systems des Stammes eingehender dargelegt wird, von prosenchymatischer Gestalt, bei einigen Arten collenchymatisch verdickt, bei einigen verholzt, bei anderen wieder typische Bastzellen. Dabei findet bald von den zartwandigen Parenchymzellen des inneren Stammteiles ein allmählicher Übergang zu typisch ausgebildeten Bastzellen statt, die dann meist scharf gegen das Parenchym des äußeren Stammteiles ohne Übergangsreihen abgrenzen; bald ist auch gegen das innere Gewebe zu eine schärfere Abgrenzung vorhanden, während nach außen zu selten Übergangsstufen auftreten.

Die Gefäßbündel treten hauptsächlich im inneren Stammteile, und zwar meist nicht ganz unregelmäßig, sondern in Kreisen angeordnet auf; aber auch im äußeren Stammteile wie in der mechanischen oder kleinzelligen Ringzone kann es zur Ausbildung von Gefäßbündeln kommen.

B. Spezieller Teil.

Die Epidermiszellen sind im Querschnitt meist etwas höher als breit und ziemlich gleich groß. Seltener treten größere Zellen im Wechsel mit kleineren auf. Die Außenwände, denen die Hauptaufgabe bei der physiologischen Funktion der Epidermis zufällt, sind stets stärker verdickt als die Innen-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

und Seitenwände. Die Cuticula ist oft stark gewellt, besonders bei *Eucomis punctata* (Taf. III, Fig. 8); es finden sich nämlich häufig sehr schmale und steife, leistenförmige, meist gerade und parallel, in der Längsrichtung des Stammes verlaufende Verdickungen der Epidermisaußenwand, über die die Cuticula verläuft. Über den Radialwandungen springt die Cuticula nicht selten zapfenförmig ein. Cuticularsschichten sind meist nur schwach ausgebildet oder fehlen ganz; etwas stärker treten sie bei *Ornithogalum Ecklonii, Calochortus amabilis* und *Maweanus* auf.

Die Celluloseschichten der Außenwände sind oft mächtig entwickelt: *Fritillaria imperialis, meleagris, tenella*; *Tulipa Kaufmanniana*; *Calochortus amabilis, Maweanus* und *splendens* (bei letzteren 4 Arten sind auch die Innenwände etwas verdickt); *Albuca fastigiata, longifolia*; *Camassia esculenta, Leichtlini*; *Ornithogalum Ecklonii*. Ist der oberirdische Stamm gerillt, dann treten an den vorspringenden Stellen der Epidermis »Kantenzellen« auf, wie sie für das Blatt beschrieben wurden (Taf. I, Fig. 5), nur ist bei diesen die Verdickung der Außenwände nicht so sehr von der der übrigen Epidermiszellen verschieden. Solche Kantenzellen finden sich am Schafte von *Scilla amoena, bifolia* und *sibirica, Ornithogalum pyrenaicum, Chionodoxa nana, Puschkinia scilloides, Hyacinthus amethystinus*; bei den Tulipeen, die meist glatte Stengel besitzen, kommen keine Kantenzellen vor; bei diesen sind die Epidermiszellen in Übereinstimmung mit denen des Blattes oft stark vorgewölbt; diese papillösen Vorwölbungen können zu haarähnlichen Fortsätzen werden, wie es z. B. bei *Lilium tigrinum* häufig vorkommt (Taf. III, Fig. 9). Bei den Scilleen sind die Epidermisaußenwände gar nicht oder nur schwach nach außen vorgewölbt.

Die Innen- und Seitenwände sind meist zart gebaut; die Seitenwände sind stets eben, die Innenwände nicht selten etwas konvex gebogen und schneiden sich in scharfen Kanten; die Innenwände sind gewöhnlich etwas stärker verdickt als die Seitenwände, besonders dort, wo sich die folgende Zellschichte sehr eng anschließt; in diesem Falle ist hie und da auch diese etwas dickwandiger als die folgenden, z. B. bei *Lilium mar-*

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

tagon, *Tulipa Gesneriana* und *Kaufmanniana*, *Calochortus amabilis*, *splendens* und *Maweanus*; *Eucomis punctata*; jedoch tritt nirgends eine mehrschichtige Epidermis auf. Als Schutz gegen zu starke Transpiration kommen manchmal, besonders an jüngeren Sprossen, Wachsüberzüge vor, und zwar als Körnerüberzug, indem größere und kleinere Wachskörnchen nebeneinander sehr dicht gedrängt liegen, welche den Stengel, beziehungsweise den Schaft rauh machen, z. B. bei *Tulipa Gesneriana* und *Camassia Leichtlini*.

Anhangsgebilde der Epidermis in Form von Haaren finden sich bei *Tulipa Gesneriana* und *Kaufmanniana*, seltener bei *Lilium*; sie sind sehr einfach gebaut und entstehen in der Weise, daß sich eine Epidermiszelle durch eine zur Oberfläche parallele Wand in zwei Zellen teilt; die äußere bildet dann eine schlauchartige Ausstülpung, die dann zum Haar auswächst; im ausgebildeten Zustande (Taf. III, Fig. 10) ist das Haar einzellig, läßt aber einen rundlichen über dem Niveau der umgebenden Epidermiszellen liegenden Fußteil und einen schlauchartigen, gegen das freie Ende spitz zulaufenden Haarkörper unterscheiden; die Zellwand ist überall ziemlich gleich dick.

Als Inhalt der Epidermiszellen tritt stets nur der Protoplasmakörper mit dem oft ziemlich großen Zellkern auf; nirgends führt die Stammepidermis Chlorophyll.

Das Assimilationsgewebe nimmt überall die für die Assimilation günstigste periphere Lage knapp unter der Epidermis ein. Die chlorophyllführenden Zellen sind im Stamme meist isodiametrisch, selten etwas mehr längs- oder mehr quergestreckt. Zwischen denselben treten oft große Intercellularräume auf. Der Anschluß an die Epidermis ist bald ein enger und dann ist manchmal diese erste Zellschichte des Assimilationsgewebes etwas dickwandiger als die folgenden, bald ein lockerer; die unter den Spaltöffnungen auftretenden Atemhöhlen sind vorherrschend klein. Die Wände der assimilierenden Zellen sind in der Regel dünn, nur die an die Epidermis anschließenden sind manchmal etwas stärker verdickt; häufig ist diese Verdickung nur eine collenchymatische. Gegen das Innere des Stammes zu werden die Zellen größer und sind lockerer angeordnet. Nur bei wenigen Gattungen (*Puschkinia*

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

und *Scilla*) gehen diese chlorophyllführenden Zellen allmählich in das innere Gewebe des Stammes direkt ohne scharfe Grenze über; in den meisten Fällen wird zwischen diesem und dem Assimilationsgewebe ein mechanischer Ring oder doch ein Ring kleiner Zellen ausgebildet, der die äußersten Gefäßbündel verbindet; bei allen Arten, die eine Abgrenzung zwischen dem Assimilationsgewebe und dem inneren Gewebe des Stammes besitzen, findet diese Differenzierung nicht schon an der Stelle statt, wo der Stamm aus der Umhüllung der Zwiebelblätter hervortritt, sondern meist erst weiter oben, indem die Zellen einer Zone, etwa vier bis acht Zellschichten unter der Epidermis liegend, sich durch longitudinale Wände teilen.

Der Inhalt der chlorophyllführenden Zellen ist vielfach schleimig, der Kern oft ziemlich groß. Nicht selten ist der Zellsaft, besonders bei *Erythronium dens canis*, durch Anthocyan rosa gefärbt.

Als mechanische Zellen treten Bast- und Collenchymzellen auf: die Wände der Bastzellen sind stets mehr oder weniger verdickt und meist ziemlich stark verholzt. Die typischen kleinlumigen Bastzellen kommen seltener vor als die großlumigen, letztere meist gegen das Innere des Stammes liegend, erstere besonders in mechanisch mehr beanspruchter peripherer Lage des Bastringes; diese prosenchymatischen Bastzellen des mechanischen Ringes verlieren vielfach gegen das Innere des Stammes zu allmählich ihre prosenchymatische und für die typischen Bastzellen charakteristische Gestalt und gehen dann in das innere Gewebe über. Die Länge der Bastzellen ist bei allen untersuchten Arten ziemlich bedeutend, sie schwankt zwischen 0·621 *mm* (*Galtonia candicans*) und 1·615 *mm* (*Calochortus Maweanus*). Die Verbindung der Lumina der aneinandergrenzenden Bastzellen wird durch die Bildung meist etwas schräg verlaufender Porenkanäle erreicht; bei *Veltheimia viridissima* zeigen diese Poren nach Schwendener[1] knopfförmige Erweiterungen, die ich bei *Veltheimia glauca* und bei den anderen Gattungen der Lilioideen nirgends vorfand.

[1] S. Schwendener, Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen. Leipzig, 1874.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Nach den Untersuchungen Schwendener's[1] ist die vorteilhafteste Anordnung der mechanischen Elemente in Organen, die nach allen Richtungen rechtwinklig zur Längenausdehnung in Anspruch genommen werden, die eines Hohlzylinders; er hat für die Liliaceen als charakteristisch das »System des einfachen Hohlzylinders mit eingebetteten oder angelehnten Mestomsträngen (Typus 20)« bezeichnet. In der Tat findet sich auch beim größeren Teil der untersuchten Arten ein mehr oder weniger stark ausgebildeter Ring mechanischer Zellen. Je nach der Beschaffenheit dieser kann man drei Arten des Ringes unterscheiden:

1. Der Ring besteht aus mehr oder weniger typisch ausgebildeten, meist stark verholzten Bastzellen: *Tulipa silvestris;*[2] *Galtonia candicans. Dipcadi serotinum, Camassia esculenta* und *Leichtlini, Ornithogalum Ecklonii.*

2. Der Ring wird von mehr parenchymatischen, meist wenig verdickten, aber verholzten Zellen gebildet: *Lilium longiflorum, candidum, tigrinum, bulbiferum, carniolicum, martagon, Fritillaria imperialis,*[3] *meleagris* und *tenella, Tulipa Gesneriana, australis* und *Kaufmanniana, Lloydia serotina, Calochortus amabilis; Albuca fastigiata* und *longifolia, Eucomis punctata, Hyacinthus amethystinus, Scilla hispanica, Lachenalia tricolor.*

3. Die Zellen des Ringes sind collenchymatisch verdickt: *Erythronium americanum, dens canis, Calochortus amabilis, Maweanus* und *splendens; Ornithogalum umbellatum, nutans, scilloides, cuspidatum, chloranthum* und *pyrenaicum, Hyacinthus orientalis, Muscari botryoides, comosum* und *racemosum, Veltheimia glauca.*

In den jüngeren Teilen des Stammes ist der Bastring oft noch nicht so typisch ausgebildet wie in den älteren Teilen:

---

[1] Siehe p. 980, 1.

[2] R. Schulze führt *Tulipa silvestris* irrtümlich als Beispiel für eine *Liliaceae* ohne mechanischen Ring an.

[3] R. Schulze gibt fälschlich an, daß bei *Fritillaria* (species) ein mechanischer Ring fehlt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

bei *Camassia esculenta* beobachtete ich den Übergang von einem Ring collenchymatischer Zellen im oberen Teil des Schaftes zu einem Bastring im unteren Teil. Die Zellen dieses, wie früher erwähnt, erst nach dem Austritt des Stammes aus der Umhüllung der Zwiebelblätter sich differenzierenden Ringes können nämlich ihre Gestalt durch den ganzen Stamm beibehalten, so daß kein mechanischer Ring entsteht (*Scilla* mit Ausnahme von *hispanica, Drimia, Puschkinia* und *Chionodoxa*) oder zu mechanischen Zellen werden; dies geschieht bei einigen Arten in der Weise, daß sich ihre Wände collenchymatisch verdicken; bei anderen Arten differenziert sich ein Ring typischer Bastzellen, wie z. B. bei *Camassia esculenta* oder ein Ring mehr parenchymatischer Zellen mit verdickten und verholzten Wänden, wie z. B. bei *Lloydia serotina*. Hie und da ist der mechanische Ring dort, wo Gefäßbündel in das Blatt übertreten, schwächer entwickelt oder unterbrochen.

Die Lagerungsverhältnisse der Gefäßbündel zum mechanischen Ring sind verschieden; es lassen sich viererlei Gruppierungen unterscheiden:

1. Es liegen Gefäßbündel außerhalb des Ringes (meist angelehnt und dann manchmal von mechanischen Zellen umgeben), im Ring selbst (nur wenige), die anderen innerhalb des Ringes frei in einem oder mehreren Kreisen wenig regelmäßig angeordnet (Fig. 3 *a*); dies ist der Fall bei *Galtonia candicans, Camassia esculenta* und *Leichtlini, Eucomis punctata, Ornithogalum umbellatum, cuspidatum, pyrenaicum, scilloides* und *nutans, Hyacinthus orientalis*.

2. Es liegen Gefäßbündel bloß außerhalb und innerhalb des Ringes, im Ringe selbst keine (Fig. 3 *b*): *Ornithogalum Ecklonii, Albuca fastigiata* und *longifolia, Dipcadi serotinum*.

3. Es liegen die Gefäßbündel im Ring und innerhalb desselben in mehreren Kreisen, die äußersten derselben an den Ring angelehnt (Fig. 3 *c*): Bei allen untersuchten *Lilium*-Arten, *Tulipa silvestris, Calochortus amabilis, Maweanus* und *speudens, Scilla hispanica*.

4. Die Gefäßbündel liegen nur innerhalb des Ringes (im inneren Gewebe), entweder in einem angelehnten Kreis

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

(*Lloydia*) oder in mehreren Kreisen, die äußersten meist angelehnt, die inneren meist unregelmäßig angeordnet (Fig. 3*d*): *Tulipa australis, Gesneriana, Kaufmanniana, Hyacinthus*

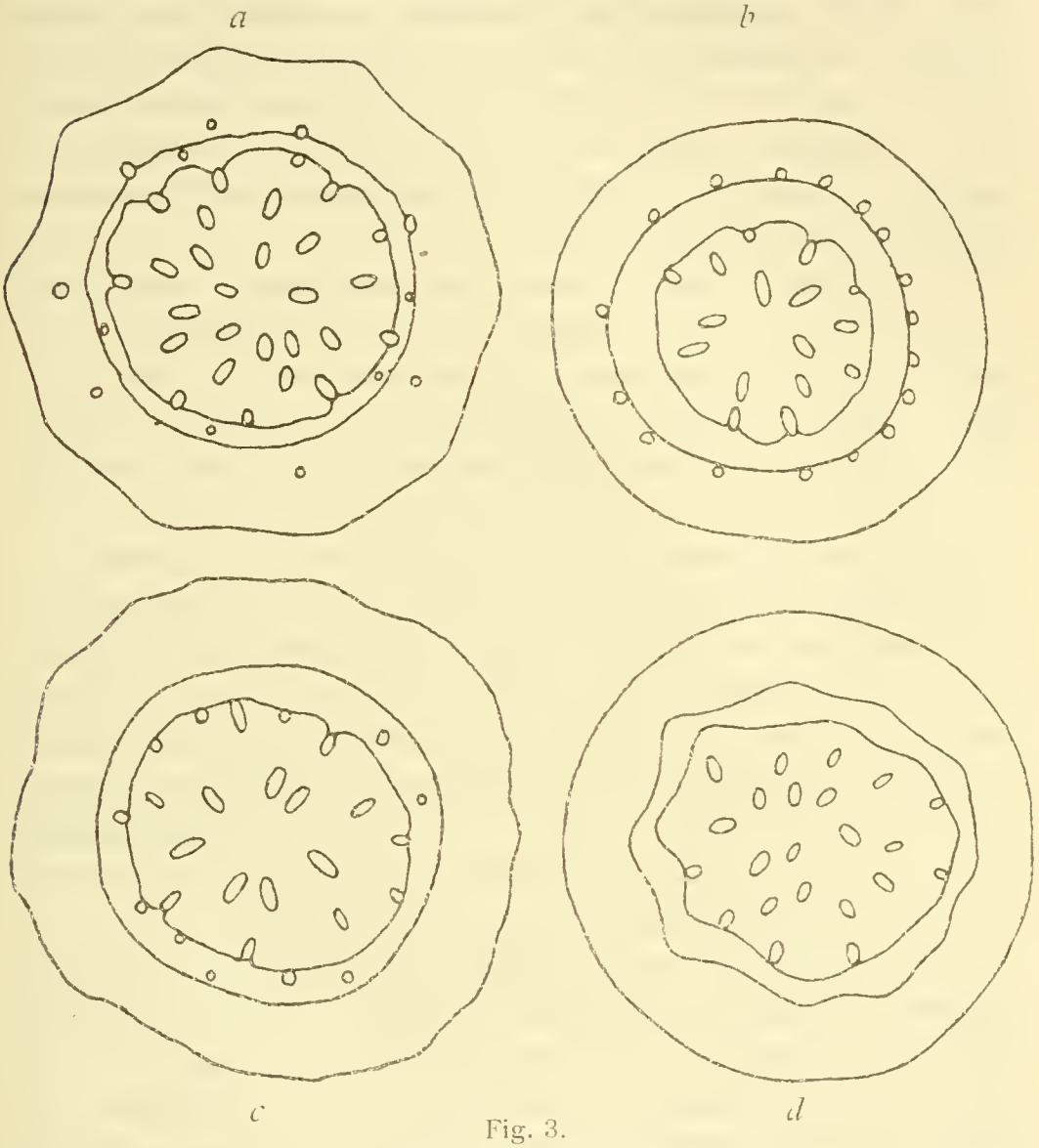


Fig. 3.

Schematische Stammquerschnitte zur Erläuterung der Lagerungsverhältnisse der Gefäßbündel zum mechanischen Ring. *a) Hyacinthus orientalis. b) Dipcadi serotinum. c) Tulipa silvestris. d) Fritillaria meleagris.*

amethystinus, Erythronium dens canis,[1] *americanum, Urginea maritima,*[1] *Fritillaria imperialis, meleagris* und *tenella.*[2]

---

[1] *Erythronium* und *Urginea* besitzen keinen eigentlichen mechanischen Ring; die äußersten Gefäßbündel sind untereinander durch einen Ring kleiner, nicht verholzter, hie und da ein wenig collenchymatisch verdickter Zellen verbunden.

[2] Siehe p. 981, 3.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Muscari botryoides, *comosum* und *racemosum*, *Veltheimia glauca*, *Lachenalia tricolor*.

Was die Lage des mechanischen Ringes anbelangt, so treten, da die Ansprüche des Assimilationssystems vorwiegen, bei allen untersuchten Arten die mechanischen Zellen unterhalb des Assimilationsgewebes auf, und zwar rücken sie an den von Blättern nicht umhüllten Stammteilen mehr gegen das Innere als in den von den Blattscheiden umhüllten (*Hyacinthus*, *Camassia*; *Tulipa silvestris*).

Mechanische Zellen finden sich im Stamm sonst noch hie und da als Schutzzellen an den Gefäßbündeln, die innerhalb des Ringes liegen, in kleinerer oder größerer Anzahl, meist nur über dem Hadromteile als Schutzhaube, seltener das ganze Bündel umgebend. Vielfach sind einzelne an die Gefäßbündel anschließende Zellen collenchymatisch verdickt. Durch zahlreiche collenchymatische Zellen geschützte Gefäßbündel besitzt *Hyacinthus orientalis;* durch einige wenige verholzte, bastähnliche Zellen sind die Gefäßbündel geschützt bei *Albuca fastigiata* und *Scilla hispanica;* bei *Eucomis punctata* werden die Gefäßbündel gegen außen durch Hauben von Bastzellen geschützt; an dem der Stammitte zugekehrten Ende des Gefäßbündels treten nicht selten collenchymatisch verdickte Zellen auf, die bisweilen, besonders die in der Nähe des Ringes gelegenen Gefäßbündel ganz umgeben.

Manchmal wird der mechanische Ring in seiner Wirkung dadurch unterstützt, daß Zellen anderer Gewebe verdickte Wandungen besitzen; so können Zellen des Assimilationsgewebes und des parenchymatischen inneren Gewebes, besonders in der Umgebung der Gefäßbündel, etwas verdickte Wände aufweisen. Bei mehreren Arten der Lilioideen treten im Stamm weder ein mechanischer Ring noch sonst mechanische Zellen auf (*Drimia coucolor*, *Scilla amoena*, *autumnalis*, *bifolia*, *pratensis* und *sibirica*, *Urginea maritima*, *Chionodoxa Luciliae* und *nana*, *Puschkinia scilloides:* in den jüngeren Teilen des Stengels von *Calochortus splendens* und des Schaftes von *Erythronium dens canis* und *americanum*; es sind dies mit Ausnahme von *Calochortus* schaftbesitzende Lilioideen. Bei einigen von diesen (*Urginea maritima;* in den

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

älteren Teilen des Stengels von *Calochortus splendens* und des Schaftes von *Erythronium dens canis* und *americanum*) kommt es vor, daß das Assimilationsgewebe durch einige ringförmig angeordnete, kleinere, dünnwandige, selten etwas collenchymatisch verdickte Zellen, welche die äußersten Gefäßbündel verbinden, abgegrenzt wird.

Die Anordnung der Gefäßbündel wurde bei der Besprechung des mechanischen Systems erwähnt. Bei denjenigen Arten, bei denen im Stamm kein mechanischer Ring auftritt, sind die Gefäßbündel unregelmäßig ungefähr in einem oder mehreren Kreisen und dann meist in alternierender Reihenfolge angeordnet, im innersten Kreise die größten in geringer Anzahl, im äußersten Kreise die kleinsten, d. h. die aus den wenigsten leitenden Elementen bestehenden Gefäßbündel. Der Bau der Gefäßbündel stimmt mit dem im Blatte so ziemlich überein; das Hadrom liegt stets gegen die Mitte des Stammes, das Leptom der Peripherie zugekehrt. Im Hadrom kommen spiral-, ring- und netzfaserförmig verdickte Gefäße, beziehungsweise Tracheiden vor. Diese sind auf dem Querschnitt meist in Form eines V oder Y, seltener unregelmäßig, halbkreisförmig angeordnet. Das Leptom ist wie im Blatte gebaut.

Der Bündelverlauf ist von Falkenberg[1] genau untersucht worden; er stellte für alle Zwiebelpflanzen mit beblättertem, oberirdischem Stengel einen eigenen, von dem Palmentypus abweichenden Verlauf der Fibrovasalstränge fest: »Die Fibrovasalstränge der Blätter dringen abwärtslaufend in den Stengel ein und setzen sich, nach und nach tiefer in das Innere desselben tretend, an die Blattspuren älterer Blätter an, ohne wieder nach außen zu biegen«.[2] Im Querschnitt sind daher die Gefäßbündel mehr oder weniger unregelmäßig zerstreut, gegen die Peripherie zu dichter, in der Mitte weniger gedrängt. Falkenberg hat den Gefäßbündelverlauf für

---

[1] Dr. P. Falkenberg, Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monokotylen. Stuttgart, 1876.

[2] P. Falkenberg, Nachrichten von der königl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen über Untersuchungen des Gefäßbündelverlaufes bei Monokotylen. Bot. Zeitung, Leipzig, 1874.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fritillaria imperialis, Tulipa silvestris und *Lilium martagon* genau untersucht. Von mir wurden diesbezüglich die Schäfte von *Galtonia candicans, Dipcadi serotinum, Eucomis punctata, Ornithogalum pyrenaicum* und *umbellatum, Puschkinia scilloides*, von *Erythronium dens canis, Scilla hispanica* und *Muscari racemosum* einer Untersuchung unterzogen. Durch Abziehen der Epidermis und mehrfaches Aufkochen des Schaftes in verdünnter Kalilaugelösung wurde der Verlauf der Gefäßbündel sichtbar gemacht. Dabei hat sich gezeigt, daß der Gefäßbündelverlauf mit dem von Falkenberg »für alle beblätterten Zwiebelpflanzen der Monokotylen charakteristischen *Fritillaria*-Typus« insofern übereinstimmt, als die Stränge im oberirdischen Stamm zunächst eine kurze Strecke zentral dicht nebeneinander verlaufen; es erfolgt dann ein allmähliches Auseinanderweichen der ursprünglichen Stränge; bei den von Falkenberg untersuchten stengelbesitzenden Lilioideen setzen sich nun an die ursprünglichen Stränge, welche in die Blätter eintreten, neue an; bei den einen Schaft besitzenden Lilioideen verlaufen die aus dem unterirdischen Stamm eintretenden Gefäßbündel als stammeigene durch den ganzen Schaft, durch mehrfache Anastomosen mit einander verbunden. Bei *Lloydia*, die ein unterirdisches Rhizom besitzt, dürften die Gefäßbündel auch nach dem *Fritillaria*-Typus verlaufen, doch war, da ich bei *Lloydia*, was den Stengel anbelangt, auf Herbarmaterial angewiesen war, die Konstatierung des Gefäßbündelverlaufes nicht mehr genau möglich.

Jene Hohlräume des Stammes, die besonders in den älteren Teilen des Schaftes von *Scilla*-, *Chionodoxa*- und *Puschkinia*-Arten auftreten, bilden eine wesentliche Vergrößerung des Durchlüftungssystems des Stammes. Dieses wird durch die besonders zwischen den mehr peripher gelegenen Zellen oft ziemlich bedeutenden Intercellularräume gebildet, welche durch die Spaltöffnungen mit der äußeren Luft kommunizieren. Die Querschnittbilder der Spaltöffnungen zeigen, daß sie teils in gleichem Niveau mit den übrigen Epidermiszellen liegen, teils etwas eingesenkt sind. Dabei ist die Höhe der Schließzellen meist kleiner als die der Nebenzellen. Der Bau der Spaltöffnungen stimmt im wesentlichen mit dem der

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Spaltöffnungen am Blatt überein. Ihre Anzahl pro Quadratmillimeter ist im großen und ganzen am Stamm der Scilleen größer als an dem der Tulipeen, was seinen Grund teilweise darin haben dürfte, daß bei diesen der Stamm fast bei allen Gattungen beblättert ist, während jene einen Schaft besitzen, teilweise darin, daß im Schafte der Scilleen sehr oft durch Zerreißen des inneren Gewebes große Hohlräume entstehen, was bei den Tulipeen selten vorkommt. Im Vergleich mit der Anzahl der Spaltöffnungen auf den Blättern sind bei den Tulipeen am Stengel viel weniger Spaltöffnungen vorhanden als am Blatte: bei *Calochortus amabilis* und *Maweanus* treten am Stengel nur vereinzelt Spaltöffnungen auf, während das Blatt auf seiner physiologischen Blattunterseite sehr reich an Spaltöffnungen ist. Die Scilleen besitzen auf 1 mm^2 des Blattes und Schaftes so ziemlich gleich viel Spaltöffnungen. Diese Verschiedenheit in der Anzahl derselben an Blatt und Stamm der Tulipeen und Scilleen dürfte auch mit dem verschiedenen Schleimgehalt der Zellen beider Gruppen in Zusammenhang stehen.

Es sind nämlich wie im Blatt so auch im Stamm der Scilleen die Zellen besonders stark schleimhaltig; schlauchartige Schleimzellen kommen sehr selten vor (*Dipcadi serotinum, Scilla sibirica, Puschkinia scilloides*). Viel häufiger finden sich, aber nur bei den Scilleen, stark schleimhaltige Raphidenbehälter, und zwar auch alle jene Formen, die im Blatt auftreten. Schmale, schlauchartige Raphidenzellen, die im Schafte öfter als im Blatte die Gestalt von Intercellularräumen annehmen, finden sich nur bei *Scilla* und *Hyacinthus amethystinus;* breitere Raphidenschläuche fand ich bei *Hyacinthus amethystinus, orientalis* und *Muscari comosum;* am häufigsten sind die kürzeren, schlauchähnlichen Raphidenzellen, deren Enden etwas zugespitzt sind; im mittleren breiten Teile liegt das Raphidenbündel (Taf. III, Fig. 3). Die Länge der Raphidenzellen ist im oberen Teile des Schaftes gleich oder etwas größer als im Blatte; im unteren Teile des Schaftes treten häufiger die kürzeren Formen auf. Während ich im Schafte aller Scilleen raphidenführende Zellen fand, konnte ich bei den Tulipeen nirgends solche nachweisen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Vielfach treten noch in den Zellen des Stammes ebensolche Inhaltskörper wie im Blatt auf: gelbe, harzartige, braune und licht- bis dunkelgrüne, wahrscheinlich gerbstoffähnliche Substanzen.

2. Anatomie des unterirdischen Stammes.

A. Allgemeiner Teil.

Der unterirdische Stamm ist mit Ausnahme von *Lloydia* bei allen untersuchten Arten als Zwiebel ausgebildet. *Lloydia* besitzt ein orthotropes und demgemäß auch radiär gebautes Rhizom. Dieses fungiert wie die Zwiebel als Speicher für Reservestoffe, und zwar finden sich in den oft stark schleimhaltigen Parenchymzellen der Rhizomachse von *Lloydia* und der Zwiebelschuppen der übrigen Gattungen zahlreiche Stärkekörner von vorwiegend großer, rundlicher bis ellipsoidischer Gestalt; sie sind oft in den der Oberfläche näher gelegenen Zellen kleiner, gegen innen zu größer. Der Zwiebelkuchen besteht aus einem parenchymatischen Grundgewebe, das ziemlich unregelmäßig von teils konzentrischen, größtenteils aber kollateralen Gefäßbündeln durchzogen wird; es kommen spiralförmig, ringförmig und netzfaserförmig verdickte Gefäße, beziehungsweise Tracheiden vor. Vielfach treten Anastomosen auf. Bei den Scilleen finden sich in Übereinstimmung mit dem Schafte auch im Zwiebelkuchen Raphiden, und zwar sind die raphidenführenden Zellen nicht schlauchförmig, sondern mehr tonnenförmig ausgebildet (Taf. III, Fig. 5 und 7), manchmal mehrere übereinanderliegend, was in der Wurzel sehr häufig der Fall ist (Taf. III, Fig. 4).

B. Spezieller Teil.

a) Anatomie des Rhizomes von *Lloydia serotina* (L.) Rchb.

Die äußerste, das Hautsystem bildende Zellschichte kollabiert mit dem Heranwachsen des Rhizoms sehr bald und verkorkt; an sie schließen sich dann gegen innen zu größer werdende, parallel zur Peripherie gestreckte, dünn-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wandige, verkorkte Zellen an. Dieses oberflächlich gelegene Gewebe übernimmt die Funktion des Schutzes des unterirdischen Stammes; in diesem Gewebe liegen auch, durch dasselbe geschützt, die Anlagen der jungen Wurzeln; es folgen dann eine oder mehrere Reihen stark verdickter Zellen, die einen mechanischen Ring bilden; an diesem liegen die kollateralen Gefäßbündel, und zwar zu äußerst das zartwandige Leptom, nach innen zu das Hadrom; dieses besteht größtenteils aus Spiralgefäßen, welche in mehreren übereinanderliegenden, sich in der Querrichtung, d. i. parallel zur Oberfläche erstreckenden Reihen angeordnet sind. Das übrige Gewebe des Rhizoms ist parenchymatisch ausgebildet. Manchmal liegen auch in diesem noch Gefäßbündel in unregelmäßiger Anordnung.

b) Anatomie der Zwiebel.

Während im Rhizom die Stärkespeicherung in der Stammachse erfolgt, findet sie bei den unterirdischen Stämmen der übrigen Gattungen in den Zwiebelschuppen statt; die Achse selbst weist keine Stärkekörner auf. An der Stelle, wo der oberirdische Stamm in den unterirdischen übergeht, liegen die Gefäßbündel dichter gedrängt. Nach Falkenberg stimmt der Verlauf der Blattspurstränge in der Zwiebel mit dem im oberirdischen Teil der Pflanze nicht überein; er hat für die Zwiebel einen eigenen Typus (Palmentypus Mohl-Mirbels) aufgestellt; obwohl bei den von mir untersuchten Arten einerseits infolge des starken Schleimgehaltes der Zellen, andrerseits infolge der zahlreichen Anastomosen vielfach das Verfolgen des Strangverlaufes ziemlich schwierig war, so konnte ich doch im wesentlichen den von Falkenberg beschriebenen Verlauf feststellen; die Stränge des oberirdischen Stammes setzen sich an die aus den Blättern des unterirdischen Stammes in diesen fast horizontal eintretenden Stränge an; diese Blattspurstränge verlaufen dann nach abwärts bis in die oberflächlichen Schichten. In der Mitte des unterirdischen Stammes sind die Gefäßbündel dicht gedrängt, oft durch Anastomosen verbunden; weiter oben treten dann die Gefäßbündel, die sich an

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

die Blattspurstränge ansetzen, allmählich in der für den oberirdischen Stamm charakteristischen Weise auseinander.

Die Zwiebelschuppen[1] fungieren als Stärkespeicher; bei einigen Arten umhüllen die äußeren Zwiebelschuppen als vertrocknete braune Häute, deren Zellen kollabiert sind, die inneren, stärkespeichernden.

Ein Querschnitt durch eine stärkespeichernde Zwiebelschuppe läßt an der morphologischen Unterseite eine Epidermis mit stärker verdickten, an der Oberseite eine mit schwächer verdickten Außenwänden unterscheiden. Die Seiten- und Innenwände sind unverdickt. Die Epidermiszellen sind (im Querschnitt) stets breiter als hoch und werden an den Stellen, wo knapp unterhalb Raphidenzellen auftreten, noch niedriger.

Die Schneide des Schuppenrandes wird durch die beiden sich berührenden Epidermisschichten gebildet.

Unweit des Randes treten dann, ziemlich dicht an die Epidermis anschließend, parenchymatische, stärkeführende Zellen auf, deren Inhalt oft stark schleimhaltig ist; diese äußeren Zellen sind meist etwas kleiner, während die Zellen nach innen größer werden und (im Querschnitt) mehr rundliche bis ellipsoidische Gestalt annehmen. Das stärkeführende Gewebe wird durch kollaterale Gefäßbündel unterbrochen, deren nur wenige, vorherrschend Ringgefäße aufweisendes Hadrom und das stark entwickelte Leptom normal orientiert sind.

Bei den Scilleen kommen auch in den Zwiebelschuppen zahlreiche Raphiden vor; die Raphidenzellen, die hier im Längsschnitt längsgestreckt, im Querschnitt rund sind, liegen teils im inneren Gewebe zerstreut, teils ziemlich regelmäßig in der Zellschichte unterhalb der Epidermis, wie bei der Gattung *Scilla, Chionodoxa* und *Puschkinia*. Seltener sind in den Zwiebelschuppen schlauchförmige Raphidenbehälter; ich fand solche nur in den Zwiebeln der *Ornithogalum*-Arten; die häufigste Gestalt der Raphidenzellen in der Zwiebel ist die tonnenförmige (Taf. III, Fig. 7) oder etwas längsgestreckte

[1] Thilo Irmisch, Zur Morphologie der monokotylischen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin, 1850.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

(Taf. III, Fig. 5). Manchmal findet man im Längsschnitt durch eine Zwiebelschuppe mehrere solche tonnenförmige Zellen in der schon erwähnten Weise übereinander angeordnet. Die Raphiden selbst sind etwas kleiner als im Schafte.

III. Anatomie der Wurzel.

Die Zellen des stets dünnwandigen Epiblems sind parallel zur Wurzelachse gestreckt und meist nach außen etwas vorgewölbt. An das Epiblem schließt sich die Exodermis dicht an, eine Schichte ziemlich großer Zellen mit etwas stärkeren Wandungen, keine Intercellularräume bildend. Die folgenden Zellreihen sind parenchymatisch, locker angeordnet und bilden die Rinde; bei allen Tulipeen (mit Ausnahme von *Fritillaria*) und von den untersuchten Gattungen der Scilleen bei *Albuca*, *Galtonia*, *Eucomis*, *Camassia* und *Dipcadi* kommt es zwischen Rinde und dem stoffleitenden zentralen Teile der Wurzel zur Ausbildung einer mehr oder minder starken Schutzscheide, welche einerseits einen vorzeitigen Austritt der in den Gefäßbündeln geleiteten Stoffe verhindert, andrerseits der Wurzel einen mechanischen Schutz gewährt. Die Zellen dieser ringförmigen Schutzscheide sind meist c-förmig verdickt, besonders stark an der Innenwand, während die Radialwände wenig, die äußeren Wände fast gar nicht verdickt sind. Seltener sind diese Zellen allseitig ungefähr gleich stark verdickt (*Galtonia* und *Eucomis*, Taf. II, Fig. 8). Zwischen diesen so verdickten, impermeablen Zellen liegen vereinzelte permeable, dünnwandige Zellen, die Durchlaßzellen, und zwar meist über den Gefäßradien. Unterhalb der Schutzscheide liegt das einschichtige Pericambium, welches das ganze radiale Gefäßbündel der Wurzel umgibt; das Hadrom ist in radialen Platten von größerer oder geringerer Anzahl angeordnet — sie schwankt zwischen 3 und 12 —, zwischen denen das Leptom gelagert ist (Taf. II, Fig. 8 *l*). In der Mitte der Wurzel stoßen die Hadromplatten entweder zusammen, wobei es oft zur Bildung eines oder zweier großer zentraler Gefäße kommt, oder es wird die Mitte von einem parenchymatischen Gewebe eingenommen; nur bei *Eucomis punctata* findet sich

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

an Stelle dieses inneren Gewebes ein axiler Stereomstrang, dessen bastähnliche Zellen vielfach auch zwischen die Hadromplatten eingreifen.

Wie in Blatt und Stamm treten auch in der Wurzel der Scilleen Raphiden auf, während sie bei den Tulipeen auch hier gänzlich fehlen. Die Raphidenzellen sind in der Wurzel meist tonnenförmig (Taf. III, Fig. 4), sehr häufig in Reihen übereinander angeordnet; wenn sie vereinzelt vorkommen, sind die Enden der Zellen manchmal etwas verjüngt, die Mitte, wo das Raphidenbündel liegt, ausgebaucht. Die Raphiden selbst sind hier auch etwas kleiner als im Blatt und Stamm. Schlauchförmige Raphidenzellen sind selten (*Hyacinthus amethystinus, Scilla hispanica, Eucomis punctata*).

Aus der vergleichend-anatomischen Untersuchung der Lilioideen ergeben sich folgende Resultate:

Es läßt sich eine in Blatt, Stamm und Wurzel raphidenführende Gruppe und eine Gruppe, die nirgends Raphiden aufweist, unterscheiden. Zu ersterer gehören alle von Engler unter den Scilleen vereinigten Gattungen, zu letzterer alle Gattungen der Tulipeen.

Außer diesem wichtigsten, weil wesentlichen und konstanten Unterscheidungsmerkmal der beiden Gruppen haben die vergleichend-anatomischen Untersuchungen auch noch gezeigt, daß jeder der beiden Gruppen ein gewisses eigenes Gepräge im anatomischen Bau zukommt: Die Epidermis des Stammes und besonders des Blattes der Scilleen weist vielfach an den exponiert gelegenen Stellen »Kantenzellen« auf; die Epidermiszellen sind meist nur wenig oder gar nicht vorgewölbt und bilden nie papillenförmige Fortsätze oder Haare aus. Die Radialwände der Epidermiszellen sind fast überall eben und nicht gewellt. Demgegenüber besitzen die Tulipeen keine Kantenzellen, aber oft stark vorgewölbte Epidermiszellen, die oft zu Papillen werden (*Lilium*) oder zu Haaren (*Tulipa*) auswachsen. Die Epidermiszellen besitzen vielfach gewellte

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Radialwände, wodurch ein festeres Ineinandergreifen der Zellen bewerkstelligt wird.

Das Assimilationsgewebe im Blatt besteht bei den Scilleen vorherrschend aus isodiametrischen oder palisadenähnlichen Zellen; bei den Tulipeen kommen zwar auch isodiametrische Assimilationszellen vor, vorwiegend aber sind sie quer-, d. i. parallel zur Oberfläche gestreckt.

Im Stamm der Tulipeen findet sich fast überall ein Ring mechanischer (Bast-, verholzter oder collenchymatisch verdickter) Zellen; nur im Schafte von *Erythronium dens canis* sind die Zellen des Ringes gar nicht oder nur wenig collenchymatisch verdickt; bei den Scilleen, die alle einen Schaft besitzen, fehlt bei mehreren Arten der das äußere und das innere Gewebe trennende Ring; vielfach besteht er nur aus kleineren, unverdickten, eng aneinanderschließenden, die äußersten Gefäßbündel verbindenden Zellen; bei vielen tritt aber auch ein Ring mechanischer Zellen auf; auch kommen bei den Scilleen im Schafte manchmal an Gefäßbündeln mechanische Schutzhauben vor, was bei den Tulipeen nirgends vorkommt.

Die Wurzel besitzt bei allen Tulipeen mit Ausnahme von *Fritillaria* immer eine Schutzscheide, während diese vielen Gattungen der Scilleen fehlt.

Die Gefäßbündel sind bei den Tulipeen stets im mechanischen Ring oder innerhalb desselben gelegen, während bei den Scilleen auch im äußeren Gewebe verlaufende Gefäßbündel, also außerhalb des Ringes gelegene vorkommen. In der Wurzel findet sich die Anordnung der Gefäße bei den Scilleen meist in Radialplatten; bei den Tulipeen ist sie eine weniger regelmäßige.

Bei den raphidenführenden Lilioideen entstehen in Blatt und Stamm sehr oft durch Zerreißen des inneren Gewebes mächtige Hohlräume, was bei den Tulipeen sehr selten vorkommt.

Die Zahl der Spaltöffnungen ist bei den Scilleen durchschnittlich größer als bei den Tulipeen.

Bei fast allen Scilleen ist der Inhalt der meisten Zellen stark schleimhaltig, während die Zellen der Tulipeen bedeutend weniger Schleim führen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die angeführten Resultate der vergleichend anatomischen Untersuchung der Lilioideen erbringen den Beweis, daß die Einteilung der Lilioideen in die

Tulipeen und die Scilleen

vollkommen berechtigt ist, und widerlegen somit die Angabe R. Schulze's, »daß eine Abgrenzung der beiden Gruppen der *Tulipeae* und *Scilleae* schlechterdings unmöglich ist«.[1]

Die Untersuchungen dürften auch für eine Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Liliiflorenfamilien zueinander gute Dienste leisten.

Die vorliegende Arbeit wurde in den Semestern 1908/09, 1909 und 1909/10 im Institut für systematische Botanik (früher botanisches Laboratorium) der Universität Graz ausgeführt. Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Karl Fritsch, für die stets in liebenswürdigster Weise gegebenen Ratschläge als auch für die Unterstützung meiner Arbeit durch die Beschaffung von Untersuchungsmaterial meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

[1] R. Schulze, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Liliaceen, Haemodoraceen, Hypoxidoideen und Velloziaceen. Engler, Bot. Jahrb., Bd. XVII, p. 366. Leipzig, 1893.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Literaturverzeichnis.

A. Engler und K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, II. Teil. Leipzig, 1899.

R. Schulze, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Liliaceen, Haemodoraceen, Hypoxioideen und Velloziaceen. Bot. Jahrb., Bd. XVII, 1893.

G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig, 1904.

A. Tschirch, Beziehungen des anatomischen Baues zu Klima und Standort. Linnaea, Bd. IX, 1881.

A. de Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig, 1877.

Joh. Hanstein, Die Milchsaftgefäße und die verwandten Organe der Rinde. Berlin, 1864.

S. Schwendener, Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen. Leipzig, 1874.

P. Falkenberg, Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monokotylen. Stuttgart, 1876.

— Nachrichten von der königlichen Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen über Untersuchungen des Gefäßbündelverlaufes bei Monokotylen. Bot. Zeitung, Leipzig, 1874.

Thilo Irmisch. Zur Morphologie der monokotylischen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin, 1850.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Nachtrag.

Während der Drucklegung der vorliegenden Arbeit erhielt ich eine mir früher entgangene Inauguraldissertation von Wilhelm G. Bädecker, »Physiologische Anatomie einiger Liliaceenblätter«, Kiel 1903, in welcher unter anderem auch der Blattbau von *Albuca fastigiata, Veltheimia viridifolia, Eucomis punctata, Hyacinthus orientalis, Scilla sibirica, cernua* und *amoena, Muscari comosum, Szovitzianum* und *moschatum, Tulipa Gesneriana* und *silvestris,* allerdings hauptsächlich vom physiologischen Gesichtspunkt aus, beschrieben wird.

Was die von mir nicht untersuchten Arten anbelangt, wäre *Veltheimia viridifolia* nach der Beschreibung Bädecker's hinsichtlich der Ausbildung des Assimilationsgewebes ebendort einzureihen wie *Veltheimia glauca* (1*a*, dorsiventrale Ausbildung des Blattes). Im inneren Gewebe, das Bädecker als Wassergewebe bezeichnet, findet sich die auch von mir bei mehreren Arten beobachtete Verbindung der Assimilationsgewebe der Blattober- und -unterseite durch chlorophyllführende Zellen. Nach der Anordnung der Gefäßbündel wäre *Veltheimia viridifolia* nicht wie *Veltheimia glauca* in die erste, sondern zweite Gruppe einzureihen.

Bei *Eucomis punctata* fand Bädecker einen von mir nicht beobachteten eigenartigen Anastomosenverlauf. *Muscari Szovitzianum* und *moschatum* stimmen mit *M. comosum, Scilla cernua* mit *sibirica* so ziemlich überein.

Weiters kommen folgende Abweichungen von meinen Untersuchungen vor:

Bädecker gibt an, er habe überall im Gefäßteil nur Tracheiden gefunden, während ich neben diesen auch Gefäße vorfand.

Bei *Albuca fastigiata* und *Scilla sibirica* führt er an, daß zwei Reihen von Gefäßbündeln im Blatte vorkommen, eine mittlere und eine tiefer gelegene, während ich nur eine mittlere Reihe beobachten konnte. Es dürften demnach, wie zwischen den anderen Gruppen auch Übergänge zwischen der Anordnung 1 und 2 vorhanden sein.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Bei *Hyacinthus orientalis* fand er die erste Reihe der Assimilationszellen der Blattoberseite palisadenförmig ausgebildet, während ich in dieser Reihe stets mehr oder weniger rundliche Zellen beobachtete.

Bei *Tulipa Gesneriana* bezeichnet er die Anordnung der Gefäßbündel als unregelmäßige; ich konnte *Tulipa* in die Gruppe 2 einreihen. Für *Tulipa* führt er weiters an, daß »nur ganz vereinzelt« Raphidenschläuche auftreten. Ich habe nicht nur Blätter eines, sondern mehrerer Exemplare von jeder mir vorgelegenen *Tulipa*-Art untersucht, ohne auf den zahlreichen Längs- und Querschnitten Raphidenschläuche zu finden; ebenso gibt Hanstein[1] an: »Noch andere Liliaceen, wie *Lilium* selbst, *Tulipa, Hemerocallis, Asphodelus* usw., haben bisher keine Schlauchgefäße finden lassen«. Übrigens scheint Bädecker den Raphidenbehältern weniger Aufmerksamkeit geschenkt zu haben, da er nur angibt, »überall eine mehr oder weniger längliche, elliptische Form mit abgeflachten Enden« vorgefunden zu haben.

Jedenfalls kann das nur ganz vereinzelte Auftreten von Raphiden in *Tulipa,* wonach diese dann ein Übergangsglied von den Tulipeen zu den Scilleen darstellen würde, im Vergleiche zu dem so zahlreichen, oft massenhaften Auftreten von Raphiden bei den Scilleen und in Anbetracht der sonstigen gemeinsamen Merkmale der beiden Gruppen die Berechtigung der Einteilung der *Lilioideae* in *Scilleae* und *Tulipeae* auf Grund ihres anatomischen Baues nicht beeinträchtigen.

Im übrigen stimmen im wesentlichen Bädecker's Angaben hinsichtlich der angeführten Arten mit den vorliegenden Untersuchungen überein.

[1] Dr. Joh. Hanstein, Die Milchsaftgefäße und die verwandten Organe der Rinde. Berlin 1864, p. 40.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Tafelerklärungen.

Taf. I.

Fig. 1. Teil eines Blattquerschnittes von *Scilla sibirica* in der Nähe des Blattrandes. Gegen die Mitte zu sind die Zellen locker angeordnet, so daß große Hohlräume entstehen. Assimilationszellen palisadenförmig; einzelne Zellen in der Umgebung des Gefäßbündels führen Chlorophyll. Vergr. 60 fach.

Fig. 2. Teil eines Blattquerschnittes von *Hyacinthus amethystinus*; rundliche Assimilationszellen treten auf beiden Seiten auf. Vergr. 60 fach.

Fig. 3. Teil eines Blattquerschnittes von *Erythronium dens canis* (Vergr. 60 fach). Isolaterale Ausbildung des Blattes.

Fig. 4. Blattepidermis mit Spaltöffnung am Blatte von *Eucomis punctata*. *a)* Blattober-, *b)* Blattunterseite. *A* innere Atemhöhle.

Fig. 5. Kantenzelle der Blattepidermis von *Muscari racemosum*; *k* kappenförmige Cutinisierung. Vergr. 440 fach.

Fig. 6. Blattrand von *Ornithogalum Ecklonii*. Vergr. 440 fach.

Fig. 7. Spaltöffnung mit plattenförmiger Verstopfungseinrichtung von der Blattunterseite von *Albuca fastigiata*.

(Anordnung der Chlorophyllkörner in Fig. 1 bis 3 halb schematisiert.)

Taf. II.

Fig. 1. Teil eines Blattquerschnittes von *Ornithogalum pyrenaicum*. Vergr. 60 fach. Anordnung der Chlorophyllkörner halb schematisiert.

Fig. 2 und 3. Spaltöffnung mit projektilartiger Verstopfungseinrichtung: 2 von der Blattoberseite von *Albuca fastigiata*, 3 von der Blattunterseite von *Muscari racemosum*.

Fig. 4. Spaltöffnung von *Ornithogalum pyrenaicum*. Vergr. 460 fach.

Fig. 5. Spaltöffnung von *Urginea maritima* (Blattoberseite). Vergr. 460 fach.

Fig. 6. Spaltöffnung von *Litium tigrinum* (Blattunterseite). Vergr. 460 fach.

Fig. 7. Spaltöffnung von *Tulipa silvestris* (Blattoberseite). Vergr. 460 fach.

Fig. 8. Querschnitt durch die Wurzel von *Eucomis punctata*; *s* Schutzscheide, *d* Durchlaßzellen, *b* axiler Stereomstrang, *l* Leptom, *h* Hadrom, *p* Periblem. Vergr. 460 fach.

Taf. III.

Fig. 1. Raphidenschlauch von *Urginea maritima* (Blatt).

Fig. 2. Breiter Raphidenschlauch von *Hyacinthus amethystinus* (Blatt).

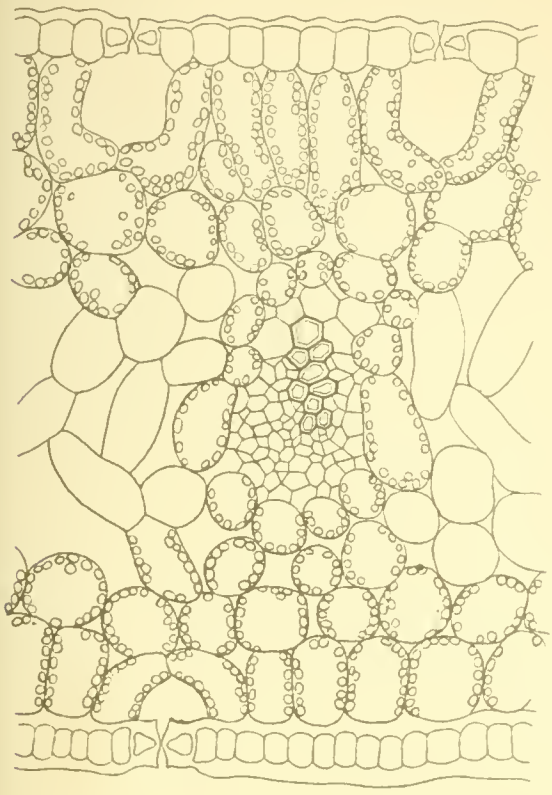
Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fig. 3. Langgestreckte Raphidenzelle aus dem Schafte von *Muscari botryoides*.
Fig. 4. Reihig angeordnete Raphidenzellen aus der Wurzel von *Muscari botryoides*.
Fig. 5. Raphidenzelle aus der Zwiebel von *Muscari botryoides*.
Fig. 6. Raphidenzellen aus dem Blatte von *Camassia esculenta*.
Fig. 7. Raphidenzelle aus der Zwiebel von *Camassia esculenta*.
Fig. 8. Querschnitt durch ein Stück Schaftepidermis von *Eucomis punctata*. Cuticula gewellt, oft leistenförmige Vorsprünge bildend.
Fig. 9. Haarähnliche Epidermisanhänge am Stengel von *Lilium tigrinum*.
Fig. 10. Haar am Stengel von *Tulipa Gesneriana*.

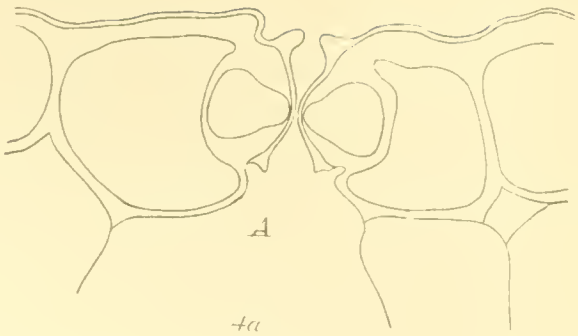
Fig. 1 bis 7 620fache, Fig. 8 bis 10 460fache Vergr.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

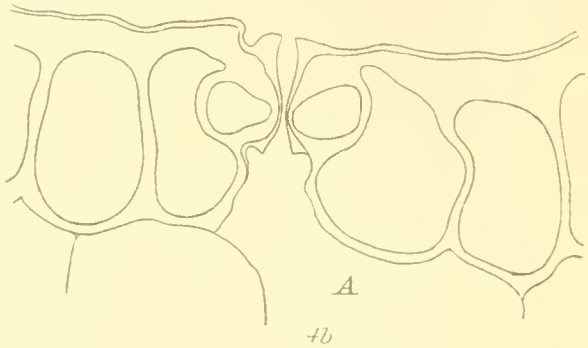
Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



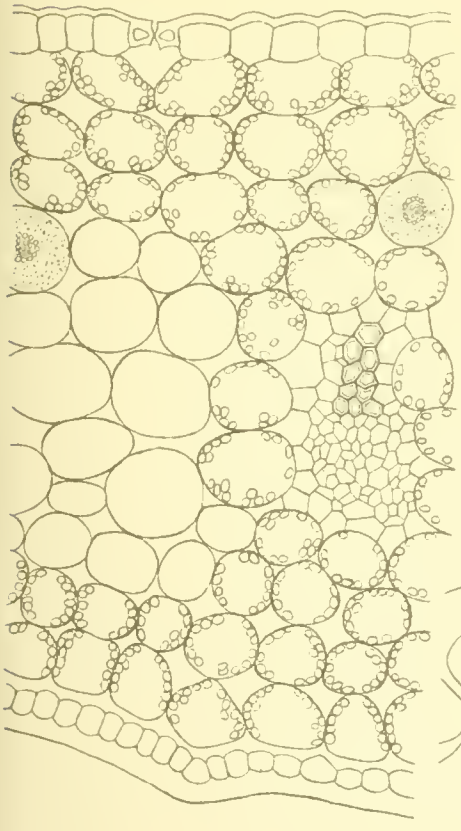
1.



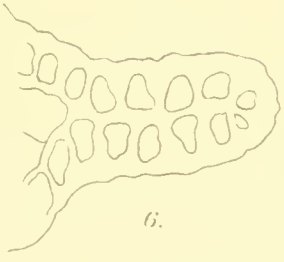
4a



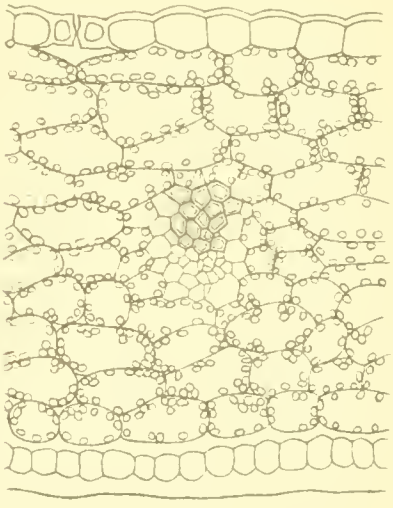
4b



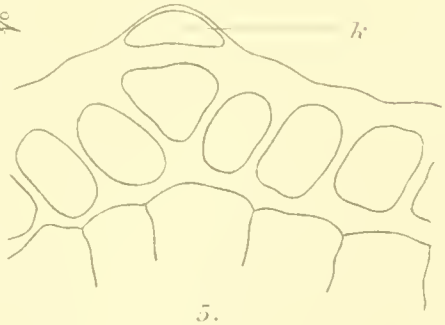
2.



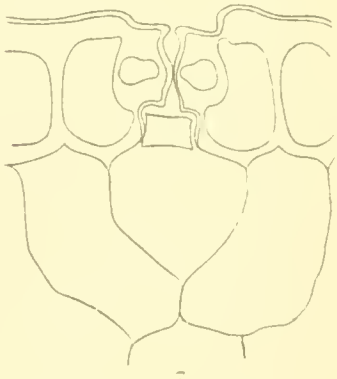
6.



3.



5.



7.

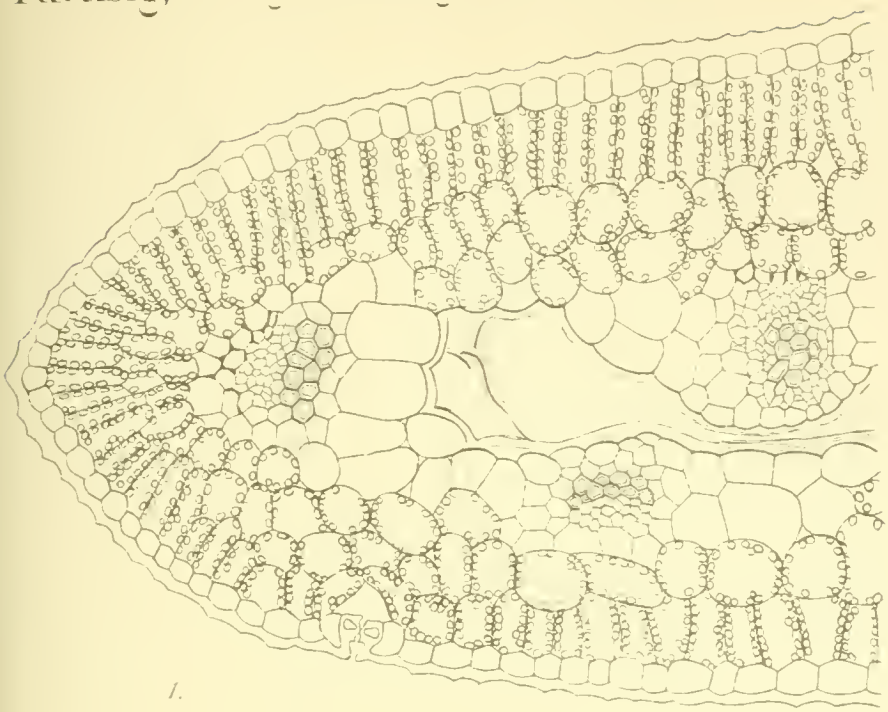
Autor del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

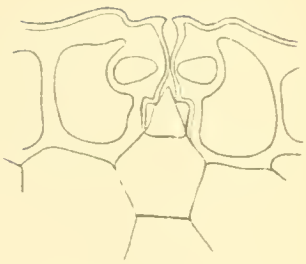
Sitzungsberichte d. kais. Akad. d. Wiss., math. naturw. Klasse, Bd. CXX. Abt. I. 1911.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

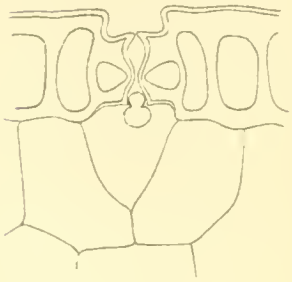
Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



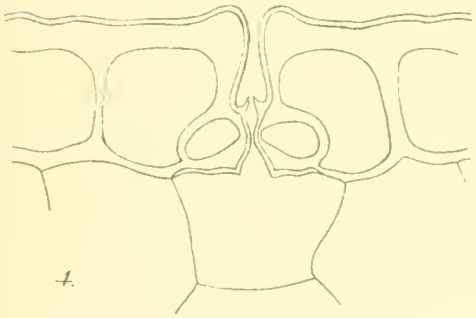
1.



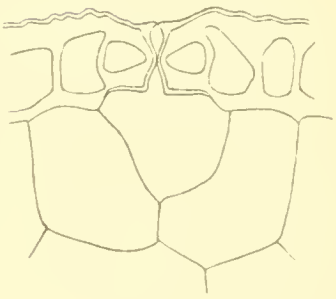
2.



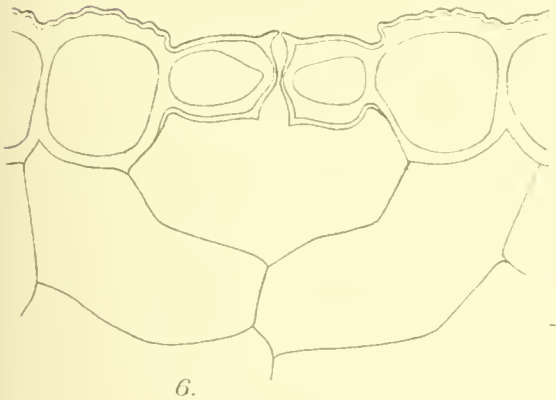
3.



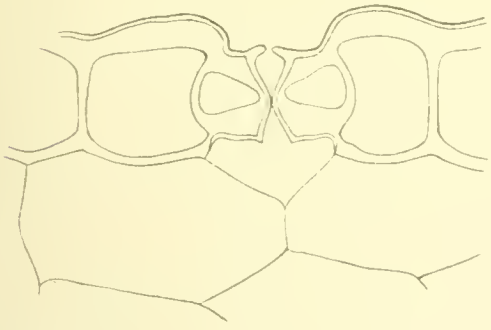
4.



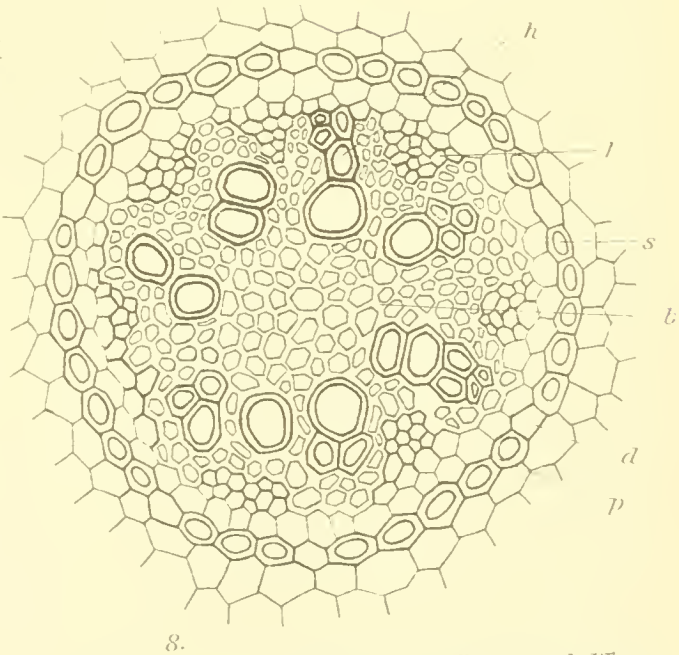
5.



6.



7.



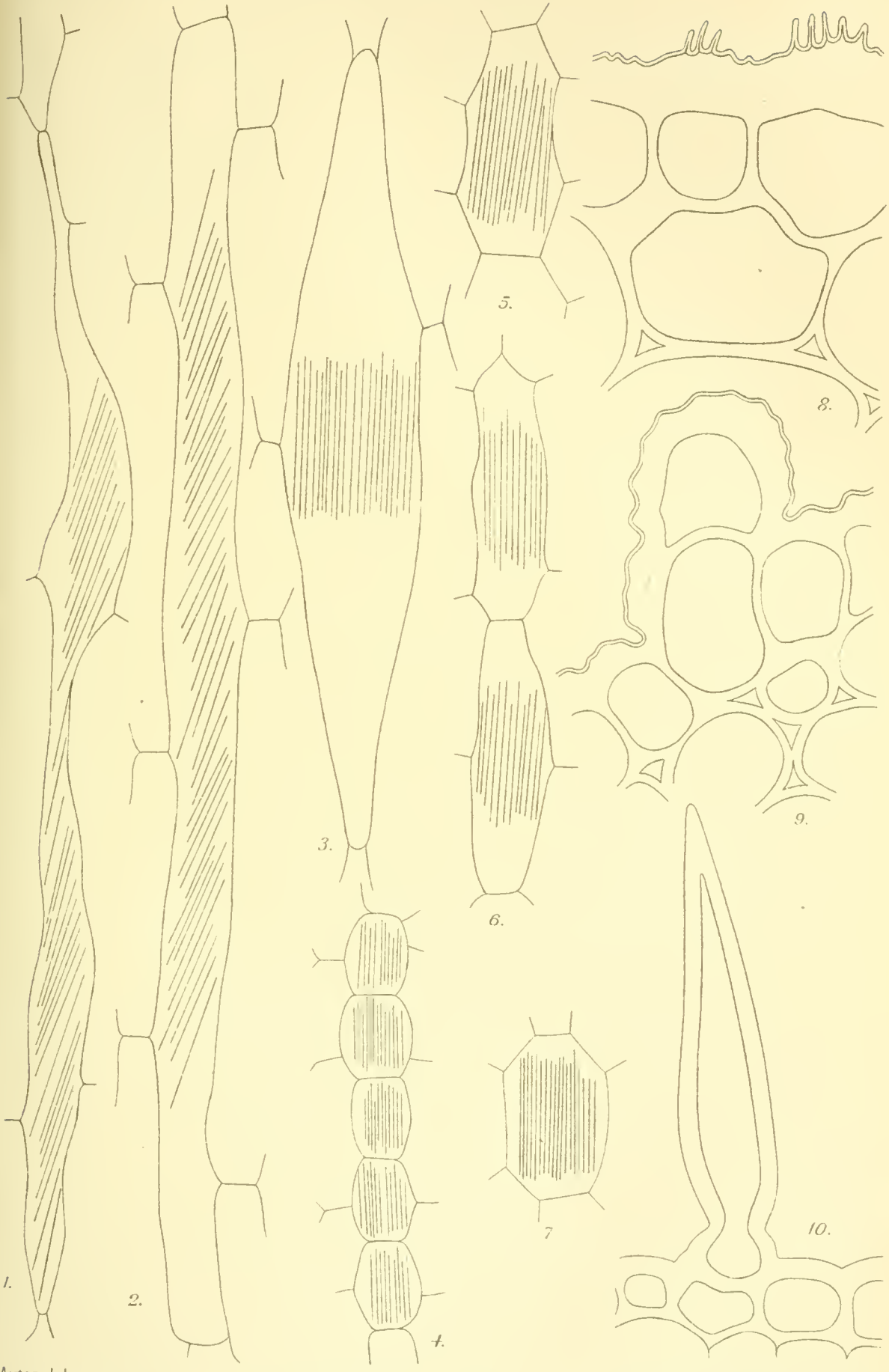
8.

Autor del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



Autor del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.